



AGRICULTURAL RESEARCH INSTITUTE

**PUSA**







**GENETICA**



# Genetica

**Nederlandsch Tijdschrift voor  
Erfelijkheids- en Afstammingsleer**

REDACTIE:

DR. J. P. LOTSY EN DR. M. J. SIRKS

VIERDE DEEL



'S-GRAVENHAGE  
MARTINUS NIJHOFF  
1922



# INHOUD.

## VERHANDELINGEN.

	Blz.
Herdenking van Gregor Mendel's 100sten geboortedag. . . . .	79, 535
FRATEUR, J. L., Mendelsche synthesisvormen bij de dieren . . . . .	235
GHIGI, A., L'hybridisme dans la g�n�se des races domestiques d'oiseaux . . . . .	364
GOLDSCHMIDT, R. und E. FISCHER, <i>Argynnis paphia-valesina</i> , ein Fall geschlechtskontrollierter Vererbung bei Schmetterlingen. . . . .	247
FRETS, G. P., The index cephalicus (with 28 tables and 8 diagrams). . . . .	481
HAECKER, V., Einfach-Mendelnde Merkmale (mit 2 Abbildungen) . . . . .	195
HAGEDOORN, C. en A. L., Cucurbita-Strijdvragen . . . . .	64
LOTSY, J. P., Cucurbita Strijdvragen . . . . .	70
LOTSY, J. P., Current theories of evolution (with 1 illustration) . . . . .	385
LOTSY, J. P., De chromosoomgetallen der organismen (met 1 afb.) . . . . .	1
LOTSY, J. P., Die Aufarbeitung des K�hn'schen Kreuzungsmaterials im Institut f�r Tierzucht der Universit�t Halle . . . . .	32
LOTSY, J. P. and K. KUIPER, A preliminary statement of the results of Mr. Houwink's experiments concerning the origin of some domestic animals (with 4 plates). . . . .	139
MEUNISSIER, A., Observations sur l'h�r�dit� du caract�re „pois � trois cosses” et du caract�re „pois chenille” (avec 4 illustrations). . . . .	279
MOHR, O. L., �. Winge's Paper on „the interaction between two closely linked lethals in <i>Drosophila</i> as the cause of the mutant „spread””, a necessary rectification . . . . .	457
PAERELS, J. J., K. TIEBES en J. C. TH. UPHOF, Bijdragen tot de kennis van enkele Hollandsche groente-erwten, I. . . . .	23
SCHAXEL, J., �ber die Herstellung tierischer Chimaeren durch Kombination von Regenerationsstadien und durch Pfropfsymbiose (mit 1 farbiger Tafel und 5 Abb.) . . . . .	339

	Blz
SIRKS, M. J., Francis Galton, 1822—16 Février—1922 (met 1 afb.).	71
SIRKS, M. J., Genetische onderzoekingen over <i>Linaria vulgaris</i> Mill. en de ondersoort <i>Linaria nova</i> Scholte, I (met 7 afbeeldingen) . . . . .	375
SIRKS, M. J., Gregor Johann Mendel ter nagedachtenis. 1822 — 22 Juli — 1922 (met 1 plaat) . . . . .	193
SIRKS, M. J., The colourfactors of the seedcoat in <i>Phaseolus vulgaris</i> L. and in <i>Ph. multiflorus</i> Willd. (with 3 coloured plates). . . . .	97
TJEBBES, K. en H. N. KOOIMAN, Erfelijkheidsonderzoekingen bij boonen, VI . . . . .	62
TJEBBES, K. en H. N. KOOIMAN, Erfelijkheidsonderzoekingen bij boonen, VII. Bloemkleur en zaadhuidekleur (met 1 graf. voorstelling) . . . . .	447
TOWER, W. L., Darwinism, an analysis by observation and experiment. A digest and preliminary statement of results	417
WELLENSIEK, S. J., De erfelijkheid van het al of niet bezit van „draad” bij rassen van <i>Phaseolus vulgaris</i> L. (Heredity of Stringiness of <i>Phaseolus Vulgaris</i> L.-Varieties) . . . . .	443
WINGE, Ö., The interaction between two closely linked lethals in <i>Drosophila</i> as the cause of the apparent constancy of the mutant „spread” (with 2 illustrations) . . . . .	321
WINGE, Ö., Declaring . . . . .	461

## BOEKBESPREKINGEN.

(blz. 80—96, 173—192, 462—480, 536—556).

- ALVERDES, FR., Das Verhalten des Kernes der Radium-behandelten Spermatozoen von Cyclops nach der Befruchtung, door M. A. V. HERWERDEN. (80). — ALVERDES, F., Rassen und Artbildung, door M. J. SIRKS. (173). — Archiv für Rassen- und Gesellschaftsbiologie, 1922. Band XIV, Heft 1, door M. J. SIRKS. (175). — ARRHENIUS OLOF, Species and Area, door J. P. BANNIER. (175). — ÅKERMAN, Å., Untersuchungen über Bastarde zwischen *Epilobium hirsutum* und *Epilobium montanum*, door J. P. BANNIER. (176).
- BLAKESLEE, A. F., A graft-infectious disease of *Datura* resembling a vegetative mutation, door J. P. BANNIER. (178). — BLUHM, A., Uebereinen Fall experimenteller Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses bei Säugetieren, door M. J. SIRKS. (536).

# DE CHROMOSOMENGETALLEN DER ORGANISMEN

door J. P. LOTSY.

Het feit, dat verschillende „species” een verschillend aantal chromosomen kunnen bezitten, heeft tengevolge dat men twee soorten van bastaarden kan onderscheiden, die ik duplex en semi-duplex bastaarden wil noemen.

*Duplex-bastaarden* zijn bastaarden ontstaan uit de vereeniging van twee gameten met hetzelfde aantal chromosomen. Bij deze zijn dus alle homologe chromosomen gepaard. Tot hen behooren de mendelende bastaarden, zooals van zelf spreekt als men aanneemt — en voor deze veronderstelling spreekt alles — dat mendelen niets anders is dan een regelmatig uitwisselen van homologe chromosomen gedurende de synapsis.

*Semi-duplex bastaarden* zijn bastaarden ontstaan uit de vereeniging van twee gameten met een verschillend aantal chromosomen. Dientengevolge zijn bij deze bastaarden slechts een deel der chromosomen gepaard, een ander deel blijft, bij gebrek aan een „partner”, ongepaard. Sprekende voorbeelden van semi-duplex bastaarden zijn de door TÄCKHOLM en HARRISON bekend geworden *Rosa*-bastaarden, waartoe het groote meerendeel onzer wilde rozen-„soorten” behoort, maar evengoed zijn vormen van één en dezelfde „soort”, die in het eene geslacht één chromosoom meer dan het andere of ook wel meerdere, ongepaarde chromosomen meer dan het, andere bezitten, semi-duplex bastaarden. Uit het gezegde volgt, dat het, bij onderzoek van een bastaard, noodzakelijk is te weten of die bastaard een duplex- dan wel een semi-duplex bastaard is.

Helaas is onze kennis der chromosomengetallen bij verschillende organismen nog zoo onvolledig, dat wij dit in verreweg de meeste gevallen *niet* weten en dit heeft zonder twijfel reeds meermalen tot verkeerde interpretatie's geleid.

Tot op heden zijn, voor zooverre bekend is geworden, de volgende

Genetica IV.



lijsten van chromosomengetallen gepubliceerd, die ik hier in chronologische volgorde, volgens de opgave van Mrs. HARVEY opsom:

1. 1900 E. B. WILSON in „The Cell” een lijst van  $\pm 50$  dier-species en van enkele planten.
2. 1905 PAOLO ENRIQUES in „Archivio di Fisiologia 2 p. 258. Een incomplete lijst van het aantal chromosomen bij dieren, welke de verschillende getallen in mathematische formules, als machten van 2 en 3 uitdrukt.
3. 1906 T. H. MONTGOMERY in „Transactions Amer. Phil. Soc. 21 p. 97—162, die verondersteld werd vrijwel compleet te zijn, maar volgens Mrs. HARVEY een aantal leemten en onnauwkeurigheden bevat.
4. 1909 P. DELLA VALLE in „Archivio Zoologica 4 p. 1-77, een waardelooze lijst omdat zij met de vooropgestelde meening samengesteld werd, dat de chromosomengetallen inconstant en waardeloos zijn.
5. 1916 G. TISCHLER in „Progressus Rei Botanicae 5 p. 164—162, een complete lijst van het bij planten bekende.
- 6 1916 MITSUHARA ISHIKAWA in „The Botanical Magazine Tokyo 30 p. 404—448, eveneens een complete lijst van het bij planten bekende.
7. 1916 ETHEL BROWNE HARVEY in „The Journal of Morphology Vol 28 a Review of the Chromosome numbers in the Metazoa p. 1-63 Pt I including *Annelida*, *Arthropoda* and *Coe-lenterata*.
8. 1917 O. WINGE in „C. R. Travaux du Laboratoire de Carlsberg” 13. Een aan-

vullende lijst van chromosomen  
bij planten.

9. 1920 ETHEL HARVEY BROWN in „The Journal of Morphology  
Vol 34 a Review of the Chromosome numbers in the *Metazoa*  
*Part II* p. 1-67.

Deze laatste lijst geeft, behalve een supplement betreffende van 1916 tot einde 1918 (toen het Ms afgesloten werd) gepubliceerde data omtrent de groepen in het eerste deel behandeld, alle gegevens van 1878—Dec. 1918 omtrent de overige *Metazoa*, helaas met uitsluiting der bastaarden.

In de lijsten van Mrs. HARVEY zijn geen *Protozoa* opgenomen en lijsten omtrent deze ken ik niet. In totaal behandelen Mrs. HARVEY's lijsten  $\pm$  960 species. Opvallend is dadelijk bij deze lijsten dat zoo weinig omtrent onze huisdieren bekend is, eene ervaring, die ik trouwens vroeger reeds had opgedaan bij het inwinnen van informatie's omtrent het aantal chromosomen bij dat zooveel onderzochte proefdier op morfologisch-embryologisch gebied: de kip.

Eenige voorbeelden mogen ons gebrek aan positieve kennis omtrent het aantal chromosomen bij onze huisdieren aantoonen:

	Diploid	1 <sup>st</sup> — cyte	2 <sup>nd</sup> — cyte	— tid.	
<i>Gallus domesticus</i>		6 ? ♀			LOYEZ '06 Arch. d' Anat. micros. 8 p. 239
„Huhn”		8—16 (pairs) ♀ probably 12			SONNENBRODT '08 Arch. mikr. Anat. 72 p. 415
„Common fowl”					GUYER '09 Anat. Anz. 34 p. 573
Langshan, Plymouth Rock, Rhode Isl. Reds and chick embryo's	18 spg 18 ♂ som.	9 ♂	4—5 ♂	4—5 ♂	GUYER '16 Biol. Bull. 31 p. 221
<i>Gallus domesticus</i>	12 som.				C. R. Soc. Biol. 69 p 34 LECAILLON '10 Arch. d'Anat. micros 12 p. 511
Gold Campine fowl	18-20 spg.	8—10 ♂			CUTLER '18 Jour. Genetics 7. p. 155

Omtrent deze gevallen schrijft mij GOLDSCHMIDT: „Vollständig zuverlässige Angaben ueber die Chromosomenzahlen beim Huhn existiren nicht. Die neuesten Angaben sind von GUYER (Biol. Bull. Bd. 31. 1916). Er giebt als diploid Zahl 18, als haploide Zahl 8 oder 9, beschreibt aber ausserdem dass in der zweiten Reifeteilung nochmals eine Paarung zu 4 oder 5 Doppelementen stattfindet. Das ist also keine sehr zuverlässige Angabe, von seinen Bildern machen die, die die diploide Zahlen angeben noch den besten Eindruck“.

	Diploid	1st — cyte	2nd — cyte	— tid.	
<i>Canis</i>	64 ?				VOM RATH '94. Biol. Centribl. 14. p. 449.
„Dog“	21 spg. 22 ♀ som.	11 ♂	10-11 ♂	10-11 ♂	MALONE '18. Trans. Amer. Micr. Soc. 37 p. 97.
„Chat“	35 spg. 36 oog (24—43) 36 som.	18 ♂ 12 ♀ ('09)	17—18 ♂	17-18 ♂	VON WINNIWARTER ET SAINMONT '09. Arch. Biol. 24 p. 165. VON WINNIWARTER '14. Arch. Roy. Belg. Bull. Cl. Sc. n°. 4 p. 221.
„Chatte“		12 ♀ (at least)			VAN DER STRICHT '11. Arch. Biol. 26 p. 365.
„Cat, domestic“		14—17 ♂	14—16 ♀		LONGLEY '11. Amer. Jour. Anat. 12 p. 139.
Meer-schweinchen	16 spg.			8 ♂	VON BARDELEBEN '92. Verh. Anat. Ges. '92 p. 202.
Meer-schweinchen	prob. 24 som.				FLEMMING '98. Anat. Anz. 14 p. 171.
„Guinea-pig“	32 spg.	16 ♂ (gemin)	16 ♂		MOORE & WALKER '06. Liverpool Univ. Rep. '06 p. 1.
„Guinea-pig“	56 ? spg.	28 ♂			STEVENS '11. Biol. Bull. 21 p. 155.
„Cobaye“	16 som.	8 ♀	8 ♀	8 ♀	LAMS '13. Arch. Biol. 28 p. 229.
<i>Cavia porcellus</i>		24—28 ♀	24 ? ♀		ATHIAS '12. Arch. R. Inst. Bacter. Cam. Pest. Lisbonne 3 p. 287.

„Kaninchen”	24 ? som.		FLEMMING '98. Anat. Anz. 14 p. 171.
„Lapin”	41—43 oog 36—46 som. (mostly 42)	10—12 ♀ (from Ho- noré)	VON WINNIWARTER '09 en '10. Arch. Biol. 16 p. 685 en 17 p. 33.
„Rabbit”	28—36 spg.	14—18 ♂	BARRAT '07. Proc. Roy. Soc. London 79 B p. 372.
„Rabbit”	22 spg.	12 ♂ (= 11) 11 ♂	BOCHHUBER '16. Biol. Bull. 30 p. 294.

Met de muizen staat het niet beter, somatisch worden daar getallen tusschen 10 en 48 opgegeven; de stier wisselt, volgens de opgaven, tusschen 16 en 25; het paard tusschen 20 en 38, de muilezel heet er 51 te hebben en van den ezel zijn geen opgaven voorhanden. Voor het zwijn geeft de een 18—20, de ander 40—58 chromosomen aan.

*Wij kunnen dus wel zeggen, dat wij omtrent geen onzer huisdieren betrouwbare gegevens omtrent het aantal chromosomen bezitten. Voor de verschillende instituten voor dierenteelt in alle landen ligt hier een onderzoeksgebied braak, dat ten spoedigste bewerking eischt.*

Ook overigens valt op hoe groote onzekerheid nog omtrent het aantal chromosomen bij *Metazoa* heerscht: zoo wisselen de opgaven omtrent het chromosomengetal bij den mensch tusschen 8 en 48 diploid !!

Verschillende auteurs hebben aan hun lijsten opmerkingen geknoopt of daaruit gevolgtrekkingen gemaakt.

MONTGOMERY kwam tot het besluit, dat het chromosomengetal als een belangrijk taxonomisch kenmerk moet worden beschouwd en dat dieren met sterk verschillende getallen in verschillende geslachten moeten worden geplaatst. Ook Mc CLUNG kent aan de chromosomengetallen een belangrijke waarde voor de systematiek toe. DELLA VALLE tracht aan te toonen, dat chromosomengetallen inconstant en van zeer geringe waarde zijn. ISHIKAWA bewaarde zijn conclusie's voor een later te verschijnen — maar nog niet verschenen — werk. TISCHLER's algemeene conclusie is, dat het nog te vroeg is om eenig groot phylogenetisch probleem door

middel der chromosomengetallen op te lossen. *Asco- en Basidiomyceten* hebben zeer kleine chromosomengetallen, *mossen* en *Gymnospermen*, in het algemeen, kleine; *Algen*, *Pteridophyten* en *Angiospermen* bevatten species met kleine en andere met groote getallen. *Magnoliaceae* en *Nymphaeaceae* onder de *Angiospermen* en *Ophioglosseceae*, *Equisetaceae*, en *Lycopodiales* onder de *Pteridophyten* hebben zeer hooge getallen, maar het aantal onderzochte species uit deze groepen is niet groot.

Mrs. HARVEY besluit dat er geen twijfel aan kan bestaan, dat het chromosomengetal voor de species constant is en dat variatie daarin uitzondering is. Zulke variatie's komen geregeld voor bij: *Notonecta insulata*, (een *Hemipter*) *Jamaicana unicolor* (een sprinkhaan) en *J. subguttata* en *Hesperotettix viridis* (een *Orthopter* uit de groep der *Acridideae*) bij welke 2 of meer chromosomen zich kunnen vereenigen of scheiden; bij soorten met supernumeraire chromosomen, waarover later; in gevallen van het voorkomen van multiële groepen (nl. *Culex pipiens*, *Notonecta*, *Anasa*, bij *Culex* bv., met somatisch 6 chromosomen, groepen van 12—72 in den darm der pupa, en bij *Anasa* (een hemipter) met 21 diploid ♂ en 22 diploid ♀ in sommige cellen rond het ovarium 44); waar fragmentatie plaats grijpt (nl. *Ascaris* en het varken). Enkele sporadische variaties komen bij sommige soorten voor *ten gevolge van niet-paring van twee univalente chromosomen* <sup>1)</sup> (nl. bij de *Hemipteren*: *Lygaeus turcicus*, *Coenus delius*, *Euschistus*) en enkele nog onverklaarde gevallen nl. bij de *Hemipteren*: *Trichopepla* en *Lygaeus*.

Wat nu de constante gevallen betreft, vinden wij zeer verschillende chromosomengetallen.

**Haploid 1 chromosoom** hebben: *Ascaris megalocephala univalens*, sommige soorten van *Gordius* (*Nematode*) en de spermatiden van *Stylopsis* (*Ascidie*), zoowel als de oogonia van *Apus* (Moore 1903).

**Haploid 2 chromosomen** bezitten: *Ascaris megalocephala bivalens*, *Cyclops viridis brevispinosus*, *Pediculopsis graminum* (*Arachnide*), *Icerya purchasi* (*Homopter*), *Tebrastemma vermiculus* (*Nemertine*), *Vortex viridis* (*Rhabdocoela*) en *Paravortex cardii* (*Rhabdocoela*).

1) Door mij gecursiveerd.

Aan het andere einde der serie liggen: 2 soorten van *Cambarus* (*Decapode*) met 104 en 100, *Artemia* (*Phyllopoden*) met 84, *Cancer* en *Hippa* (beide *Decapoden*) met 60, *Astacus* (*Decapode*) met ongeveer 58 en *Nyssia* (een nachtvlinder) met 56.

Het meest voorkomende chromosomengetal <sup>2)</sup> is 12; andere veel voorkomende getallen zijn: 6, 7, 8, 9, 10, 11 en 16.

Binnen dezelfde klasse verschilt het chromosomengetal <sup>2)</sup> vaak aanmerkelijk bv. *Nematoidea*: 1—24; *Aphidae*: 3—20; *Copepoda*: 2—17. De klassen die de grootste constantheid vertoonen zijn de *Acrididae* (*Orthoptera*) en de *Urodeles* (*Amphibia*). De *Diptera* en de *Nematodes* hebben, over het algemeen, lage, de *Decapoden* en *Lepidoptera* hoge chromosomengetallen.

Als type-getal beschouwt Mrs. HARVEY het meest voorkomende getal binnen een groep „leaving out of account statements which are conflicting or too old to be accurate” en veronderstelt dat dit het *grondgetal* der betreffende groep is.

Hierbij telt zij X, ook als het uit verschillende elementen bestaat, als 1 chromosoom.

Zij krijgt dan de volgende type-getallen.

*Coelenterata*: nog niet te zeggen, misschien 12.

*Nemathelminthes*: 6

*Echinodermata*: 18

*Amphia*: 12 (de eenige klasse der *Vertebrata*, waar iets van te zeggen is!)

*Plathelminthes*: 8

*Mollusca*: 16

*Anneliden*: 16

*Crustacea*: 8 (*Malacostraca* echter hogere getallen).

*Hemiptera*: 7

*Orthoptera*: 12

*Coleoptera*: 10

*Diptera*: 6

*Lepidoptera*: 31

*Arthropoda* }

Het is interessant „that the type numbers in the enterocoelous series are all multiples of 6 or 6, whereas those of the teloblastic series (except the tracheates) are multiples of 8 or 8.” Het is ook

2) Altijd haploid, tenzij anders aangegeven.

van belang dat de *Mollusken* en de *Anneliden*, die zoo nauw met elkaar verwant zijn, beide hetzelfde getal nl. 16 bezitten.

Gedegenerende of sterk gemodificeerde groepen nl. *Trematodes* en *Acanthocephala* hebben in den regel niet het type-getal van hun groep.

De data voor de insecten zijn de volledigste en meest betrouwbare en deze geven de beste gelegenheid om de veranderingen in het chromosomengetal na te gaan.

Mrs. HARVEY beproeft dit; waarbij zij van de volgende principes uitgaat, die ik woordelijk en onvertaald hier wedergeef:

„A chromosome is really a compound structure, carrying many characters or genes which are themselves the elements of heredity. However genes may arise, it is conceivable that in some cases one or more new genes may be placed in a chromosome without disturbing its integrity, the number of chromosomes in related species thus remaining the same. On the other hand such additional genes may disturb the existing complex and cause the whole mass of genes to be entirely redistributed, thus causing a change in chromosomenumber in nearly related species. Should a certain group of genes be placed in one chromosome in one species and in two in another, there would not be necessarily any difference in these two species. It would seem, however, that there might be a tendency in any large group of related animals for the genes to segregate out according to some definite pattern”.

„If, therefore, we make a list of all the species of a certain class <sup>1)</sup> of *metazoa*, leaving out of account results which are conflicting or too old to be accurate, we find that a certain number of chromosomes is characteristic of that class; that is there are considerably more species having that number of chromosomes than any other number. This I will call the „type number”. The typenumber of a class is the most frequently occurring number and may be considered tentatively as the fundamental chromosome group”.

„One or more chromosomes of this group or of a group derived from it may split into two (or more) parts, or they may fuse, thus

1) This term is used loosely to include related families, orders or classes of ordinary classification.

causing the differences in number which occur in related forms. Whether the double groups which occur in closely related forms in many plants (e.g. *Oenothera gigas* and *O. lamarckiana*, *Drosera longifolia* and *D. rotundifolia* *Spiranthes cernua* and *S. gracilis* etc) and in some animals (e.g. the bivalens and univalens varieties of *Ascaris megalocephala*, *Helix pomatia*, *Echinus microtuberculatus*, *Artemia salina*; *Cyclops viridis* and *C. gracilis*, *Anopheles* sp? and *Anopheles punctipennis* etc.) are derived in all cases by splitting of all the chromosomes of the simple group, it is difficult to say. It may be, as suggested by GATES and supported by STRASBURGER that the double groups are derived in some cases at least, by a failure of cell division after the division of the chromosomes. A slight change in number may also be obtained by the disappearance of a whole chromosome, but this must be rare."

Op grond van deze voorstellingen tracht Mrs. HARVEY nu de verschillende chromosomengetallen bij de Insecten, de best bekende groep, af te leiden. Ik geef hier woordelijk — maar in vertaling — weer, wat zij daarover zegt:

Het typegetal der Hemiptera is 7 (haploid) inclusieve een X Y paar of een X chromosoom. Andere getallen komen voor, die alle toegeschreven kunnen worden aan versmelting of splijten van chromosomen van de type-groep. (Dit spreekt van zelf, door versmelten en splijten kan men ieder getal uit 7 afleiden. L.). De twee *Thyantas* waren daarbij een puzzle, tengevolge van hun uiterlijke gelijkenis bij groot verschil in chromosomengetal.

*Thyanta custator* heeft als diploïd getal 16, dus haploid 8 inclusive X of Y. *Thyantha calceata* heeft 28 chromosomen diploid ♀, 27 ♂ (tengevolge van de omstandigheid dat X uit 2 deelen, Y uit één bestaat), dus haploid 14 ♀, 13 ♂. Deze getallen kunnen verklaard worden op grond der veronderstelling dat in *Thyantha custator* één chromosoom der typegroep in tweeën gesplitst is, terwijl in *Thyantha calceata* alle chromosomen behalve Y gesplitst zijn. (Dat deze beide soorten van het „type der groep” „ueberhaupt” afstammen is natuurlijk een zuivere onderstelling L.) Aanduiding (Evidence) van zoo'n splijting geeft X, dat uit twee deelen bestaat, die bij *T. calceata* niet altijd gescheiden zijn, en ieder ongeveer dezelfde grootte als Y bezitten, doch slechts ongeveer half zoo groot zijn als X in *T. custator*.



Deze verklaring kan op de volgende wijze uitgedrukt worden:

	Type	<i>Thyanta custator</i>	<i>T. calceata</i>
♀	$6 + x$	$6 + 1 + x$	$6 + 6 + 2 x$
♂	$6 + y$	$6 + 1 + y$	$6 + 6 + y$

Dezelfde verklaring geldt voor de twee *Banasa*'s van welke de eene, *B. dimidiata* haploid 8 chromosomen heeft (zooals *Thyanta custator*) en de andere *B. calva* 13 (zooals *T. calceata*, behalve dat X enkel is).

*Euschistus crassus* verschilt van 5 andere soorten van hetzelfde geslacht, die het type getal hebben, doordat het één chromosoom minder bezit. Een vergelijking van FOOT en STROBELL's figuren dezer soort met die van andere soorten wijst er op dat een vereeniging van twee groote chromosomen heeft plaats gegrepen. Dat het chromosomengetal inderdaad door fusie of splijting van chromosomen verandert toonen de *Notonectidae*. Bij drie soorten treffen wij 13 chromosomen aan, inclusieve 2 kleine, bij twee soorten 12 chromosomen en slechts 1 klein. Bij een zesde soort, *N. insulata* kan het tweede kleine chromosoom in de eerste deeling van sommige cellen aan een ander chromosoom aangehecht gezien worden, terwijl het in andere cellen vrij is, daarentegen is het in de tweede deeling permanent gefusioneerd met het andere chromosoom. Het d-chromosoom van *Nezara* moge ook een stadium van splijting of fusie zijn, zooals door WILSON verondersteld werd.

Het feit dat het x chromosoom uit 2 of meer deelen kan bestaan, zooals bij *Syromastes*, *Phylloxera* en sommige *Reduvioïden*, schijnt er op te wijzen dat andere chromosomen, wier identiteit niet zoo gemakkelijk vast te stellen is ook in twee of meer deelen kunnen splitsen.

Het typegetal der *Diptera* is 6, inclusive X en Y, die echter niet altijd te onderscheiden zijn. Er bestaat een gedecideerde neiging der chromosomen tot fusie, speciaal bij de *Drosophila*'s, van welke de meeste 4 chromosomen bezitten en bij de *Culicidae*, die er meestal 3 hebben.

Bij *Anopheles punctipennis*, zijn X en Y gehecht aan een ander paar in de diploïde groepen. METZ heeft een zorgvuldige studie van de chromosomen binnen het geslacht *Drosophila* gemaakt en aangetoond dat vele groepen, die een hooger chromosomen getal

bezitten, staafvormige chromosomen hebben, die bij groepen met een lager getal vertegenwoordigd zijn door half zooveel V-vormige chromosomen, doordat twee staafjes zich tot een V vereenigen. Mogelijkerwijze zal het, als de „linkage groups” bij andere soorten van *Drosophila* even goed uitgewerkt zijn als bij *D. melanogaster*, gelukken de relatie tusschen chromosomen van verschillende soorten vast te stellen en zoo te bepalen of fusie van chromosomen werkelijk heeft plaats gevonden.

**Het type getal der Orthoptera is 12, inclusive X.** Zij werden zorgvuldig onderzocht door Mc. CLUNG en diens studenten en deze vonden groote constantheid, vooral bij de *Acrididae*.

Bij *Stenobothrus (Chorthippus)*, die 9 chromosomen bezit, toonde ROBERTSON aan dat 3 van deze eigenlijk samengesteld zijn. Bij *Chortophaga* is er vereeniging van chromosomen in de diploide groepen. Bij twee soorten van *Hesperotettix*, is X gefusioneerd met een ander chromosoom, terwijl bij eene andere soort, *H. viridis*, X gefusioneerd of vrij kan zijn en fusie tusschen andere paren kan plaats grijpen, waardoor het aantal chromosomen evenredig daarmede verminderd wordt. Ook bij *Mermeria bivittata* fusioneert X met een ander chromosoom, terwijl het bij andere soorten vrij is. Onder de *Locustidae* toont *Jamaicana* verschillende stappen in de verandering van het chromosomengetal. Sommige individuen van *J. unicolor* hebben 31 staafvormige chromosomen en 2 V's in de diploide groepen; andere individuen dezer beide soorten en alle van *J. flava* hebben uitsluitend staafvormige chromosomen en 35 als diploid getal.

ROBERTSON heeft aangenomen dat de 2 V-vormige chromosomen van *Steiroxys* vertegenwoordigd zijn door 4 staafjes bij *Decticus*, waardoor het totaal in de diploide groep bij de laatste met 2 vermeerderd wordt.

Een ongepubliceerde mededeeling van MOHR komt hiermede overeen; hij toonde de twee V's bij *Steiroxys* en bij *Locusta viridissima* (diploid getal: 29) aan, terwijl er bij meerdere genera met een diploid getal 31 geen V's aanwezig zijn. ROBERTSON wijst er ook op, dat meerdere V's aanwezig zijn bij *Gryllus domesticus* en dat, als men deze als twee maal zooveel staafjes telt, men het getal der chromosomen van *G. assimilis* verkrijgt; daar van deze laatste geen figuren gegeven worden, kan dit niet geverifieerd worden

Er is dus „Considerable evidence" bij de *Orthoptera*, *Diptera* en *Hemiptera*, dat de chromosomengetallen veranderen door splijten en fusie van chromosomen. Het splijten van de sex-chromosomen, dat bij veel andere groepen dan insecten voorkomt (zie later) wijst op de mogelijkheid, dat een dergelijk proces ook bij andere chromosomen kan voorkomen.

De volgende lijst geeft een overzicht van de sex-chromosomen bij Insecten.

## Sex Chromosomen bij Insecten.

Sex chromosoom.	Groep.	Familie.	Uitzonderingen.	Naar de pool in:	Uitzonderingen.
x	<b>Orthoptera</b>	<i>Acrididae</i> <i>Blattidae</i> <i>Gryllidae</i> <i>Locustidae</i> <i>Phasmidae</i>	<i>Gryllotalpa</i> XY	1e deeling	
x	<b>Hemiptera</b> homoptera	<i>Aphideae</i>  <i>Cercopidae</i> <i>Fulgoridae</i> <i>Jassidae</i> <i>Membracidae</i>	<i>Enchenopa binotata</i> (x of xy?)	1e deeling	<i>Enchenopa binotata</i> (x in de 2e deeling; of XY in de 1ste?)
x	<b>Hemiptera</b> heteroptera	<i>Coreidae</i>  <i>Hydrometridae</i> <i>Pyrrochoridae</i>	Eenige <i>Metapodius</i> (xy).	2e deeling	<i>Archimereus</i> (1e deeling)
x	<b>Coleoptera</b>	<i>Elateridae</i> <i>Lampyridae</i>  Een <i>Carabida</i> Sommige <i>Chrysomelidae</i> Een <i>Silphidae</i>		1e deeling	<i>Photinus</i> 2 species 2e deeling

Sex chromo- soom.	Groep.	Familie.	Uitzonderingen.	Naar de pool in:	Uitzonderingen.
xy	<b>Diptera</b>	<i>Anthomyidae</i> <i>Asilidae</i> <i>Bombyliidae</i> <i>Culicidae</i> <i>Drosophilidae</i> <i>Muscidae</i> <i>Sarcophagidae</i> <i>Statiomyidae</i> <i>Syrphidae</i>		1e deeling	
xy	<b>Hemiptera heteroptera</b>	<i>Belostomidae</i> <i>Galguliidae</i> <i>Lygaeidae</i> <i>Nabidae</i> <i>Nepidae</i> <i>Notonectidae</i> <i>Pentatomidae</i> <i>Reduviidae</i>	<i>Oedancala</i> (x)	2e deeling	<i>Tingis</i> ( <i>Tingidae</i> ) 1e deeling
xy	<b>Coleoptera</b>	<i>Buprestidae</i> <i>Cerambycidae</i> <i>Cicindellidae</i> <i>Coccinellidae</i> <i>Lucanidae</i> <i>Melandryidae</i> <i>Meloidae</i> <i>Scarabaeidae</i> <i>Staphylinidae</i> <i>Tenebrionidae</i> Eenige <i>Carabidae</i> Eenige <i>Chrysomelidae</i> Eenige <i>Silphidae</i>		1e deeling	

### *Heterochromosomen.*

De meest opvallende heterochromosomen zijn de sex-chromosomen, een ongepaard X chromosoom of een ongelijk XY-paar, die op de meest karakteristieke wijze bij zekere insecten-groepen voorkomen. Zooals uit de voorafgaande tabel blijkt, komt een ongepaard X chromosoom bij vrijwel alle *Orthoptera* en *Hemiptera homoptera* voor en in sommige families der *Hemiptera heteroptera* en *Coleoptera*.

Een XY komt voor bij vrijwel alle *Diptera* en bij sommige families der *Hemiptera heteroptera* en *Coleoptera*. In sommige families der *Coleoptera* treffen wij bij sommige genera X en bij andere XY aan. De sex-chromosomen ondergaan hun differentiërende deeling in de 1e rijpingsdeeling bij de *Orthoptera*, *Hemiptera homoptera* (met uitzondering van *Enchenopa* ?), *Diptera* en *Coleoptera* (met uitzondering van *Photinus*) en in de 2e rijpingsdeeling bij de *Hemiptera heteroptera* (behalve bij *Archimerus* en *Tingis*). Sex-chromosomen zijn niet beschreven bij eenig *Hymenopteer* en komen niet algemeen bij *Lepidoptera* voor, hoewel hier een gelijk XY paar bij de ♂ van verschillende species aangetroffen is, een XY bij de ♀ van *Phragmatobia* en een X bij het ♀ van *Abraxas*.

Onder de andere *Arthropoda* werd een X aangetroffen bij sommige *Myriapoden*, bij de meeste *Arachniden* (*Araneidae*) en bij enkele weinige *Copepoden*, maar bij geen andere *Crustaceae*; ook niet bij *Peripatus*.

Sex-chromosomen zijn niet beschreven bij eenige *Anneliden*, *Coelenteraten*, *Nemertinen*, *Poriferen*, *Rotiferen*, *Protochordaten* of visschen en slechts bij één *Platelmint*.

Enkele gevallen van sex-chromosomen zijn bekend bij *Echinodermen*, *Mollusken*, *Amphibia*, vogels, reptilen en zoogdieren.

Veel komen sex-chromosomen voor bij *Nematoden*.

Volgens de lijsten van Mrs. HARVEY zijn bij de volgende **vertebrata sex-chromosomen gerapporteerd**: *Amphibia*; bij *Rana* en *Necturus*; *Reptilia*: bij *Chrysemis* (een schildpad); *Aves*: bij *Gallus* en *Numida* (Poule pintade); *Mammalia*; bij Hond, Kat *Vesperugo*? *Tatu*? (een *Edentaat*), *Didelphys*, den Mensch, Guineesch biggetje, Konijn, *Mus*, Paard, Muilnier, en Varken.

Niettegenstaande X en XY typische enkelvoudige (single) elementen zijn, bestaat X soms uit 2 of meer, nauw of los geassocieerde elementen. Een ongepaard X, uit 2 elementen bestaande is beschreven bij *Syromastes*, 2 species van *Phylloxera*, *Leptinotarsa*, *Agalena* (een spin) *Hyalocylis* (een Mollusk) *Schistosomum* (*Trematode*) *Rhabditus*, de kip, den mensch en het varken; een X uit twee elementen bestaande, vergezeld van een enkelvoudig Y bij *Thyanta calceata*, *Grylotalpa borealis*, *Cicindella* en sommige *Reduvoiden*. Bij andere *Reduvoiden*, *Galgalus*, *Natonecta indica* en *Ascaris incurva* bestaat het X van een XY paar uit 3 of meer elementen (uit 8 bij *Ascaris incurva*), terwijl bij *Ascaris lumbricoides* en *A. canis* het ongepaarde X uit 5 resp. 6 elementen bestaat.

Een Y, uit meerdere elementen bestaande, is beschreven bij *Phragmatobia* en een Y van 2 elementen in een testis van *Odontota* (*Coleoptera*).

In enkele weinige gevallen zijn de sex-chromosomen, althans gedurende zekere fasen, aan een ander chromosoom bevestigd nl. bij *Ascaris megalocephala*, *Leptyma*, *Dixippus*, *Hesperotettix*, *Mermeria bivittata*, *Anopheles punctipennis* en *Necturus*.

Een ander stel van heterochromosomen vormen de supernumeraire chromosomen, die de sex-chromosomen op typische wijze vergezellen en slechts in ééne deeling zich deelen, maar zonder verband tot X of Y, dus onafhankelijk van deze gedistribueerd worden. Zij zijn constant in aantal bij een individu, maar verschillen bij verschillende individuen van dezelfde species. Zij zijn aangetroffen bij *Metapodius*, *Euschistus variolarius*, *Banasa calva*, *Diabrotica*, *Centrophilus*, *Drosophila ornaticornis*, *Circotettix*, *Trimerotropis*, *Hesperotettix viridis*, *Tettigidea parvipennis*, sommige spinnen en *Necturus*.

Een derde stel van heterochromosomen zijn de m-chromosomen, kleine chromosomen die gecondenseerd blijven gedurende de groei-periode en laat conjugeren. Deze zijn karakteristiek voor de coreide *Hemiptera* en komen voor bij sommige *Lygaeidae*; zij vergezellen een ongepaard X, behalve bij *Metapodius* en *Ichnodemus* bij welke zij een XY vergezellen.

Tenslotte zijn er chromosomen, die zich normaal gedragen, maar uit ongelijke deelen bestaan. Hiertoe behoort het d-chromosoom van *Nezara hilaris* en het samengestelde chromosoom van

*Notonecta insulata*, die zich in beide deelingen equaal deelen en de inequale tetraden, van sommige *Orthopteren* die zich in één deeling inequaal deelen: *Schistocerca*, *Acridium granulatus*, *Tettigidea parvipennis*, *Arphia*, *Dissosteira*, *Brachystola* en *Phrynotettix*.

Terwijl Mrs. HARVEY dus de verschillende chromosomengetallen van verschillende soorten binnen een of andere groep, door fusie en splijting van chromosomen verklaart — een a priori beschouwd zonderlinge handelwijze van een nauwkeurig apparaat ter verdeling der dragers der erfelijke qualiteiten — geeft WINGE daarvoor bij planten een geheel andere, en veel waarschijnlijker klinkende verklaring.

Uit zijn eigen en TISCHLER's lijsten besluit hij dat het aantal chromosomen bij verwante soorten een arithmetische reeks vormt, bv. bij de *Chrysanthemums*: 9, 18, 27, 36 en 45, en dat die reeks door bastardeering van soorten met een gelijk aantal Chromosomen is ontstaan, terwijl in het algemeen, de chromosomengetallen in factoren van 2 en 3 ontbonden kunnen worden (een denkbeeld overeenkomst vertoonend met dat van ENRIQUES) waarbij de getallen 8 (2.2.2.) en 12 (2.2.3) het meest voorkomen.

De critiek door Mrs. HARVEY hieraan uitgeoefend is voornamelijk, dat zoo vele soorten de chromosomen niet in een arithmetische reeks vertoonen, maar dat „verwante soorten zeer verschillende chromosomen getallen kunnen bezitten”.

Uit dit feit volgt echter geenszins dat de soorten, die nu zoo verschillende chromosomengetallen bezitten niet vroeger door een arithmetische reeks verbonden zijn. Als van de *Chrysanthemum*-reeks 9, 18, 27, 36 en 45, de 3 middeltermen uitgestorven waren, zouden wij slechts soorten met 9 en 45 chromosomen kennen, dus soorten „with widely related numbers.”

Dat getallen voorkomen, die niet door 2 of 3 deelbaar zijn, is zeer juist, het getal 7 bv. van *Oenothera*, *Pisum* en *Hemiptera*-soorten, om slechts enkele gevallen te noemen, is niet deelbaar door 2 of 3, maar van een arithmetische reeks 7, 14, 21, 28, 35 enz. zijn sommige termen wel, andere niet door 2 of 3 deelbaar, zoodat dit geen argument tegen het ontstaan van arithmetische reeksen door kruising is.

Het is evenwel duidelijk dat door kruising van vormen, die in *chromosomengetal* van elkaar verschillen, reeksen kunnen ontstaan, die onregelmatig zijn.

Volgens de onderzoeken van METZ in 1916 in het Journal of Experimental Zoology en in de American Naturalist gepubliceerd, komen bij het geslacht *Drosophila* de volgende *diploide* getallen voor:

<i>Drosophila affinis</i> 10.	<i>Drosophila modesta</i> 12
„ <i>amoena</i> 8	„ <i>obscura</i> 10
„ <i>ampelophila</i> 8	„ <i>pallida</i> 8
„ <i>bromeliae</i> 8	„ <i>procnemis</i> 8
„ <i>buschii</i> 8	„ <i>ramsdeni</i> 12
„ <i>cardini</i> 12	„ <i>repleata</i> 12
„ <i>caribea</i> 8	„ <i>robusta</i> 8
„ <i>dimidiata</i> 8	„ <i>saltans</i> 8
„ <i>earlei</i> 8	„ <i>similis</i> 12
„ <i>florae</i> 8	„ <i>tripunctata</i> 8
„ <i>junebris</i> 12	„ <i>virilis</i> 12
„ <i>limbata</i> ( <i>nebulosa</i> ) 8	
„ <i>melanica</i> ( <i>neglecta</i> ) 10	

Dat geeft dus gameten met 4, 5 en 6 chromosomen, die dus een arithmetische reeks, met 1 opklimmend, vormen. Die reeks wordt echter gestoord door ééne soort met één supernumerair chromosoom nl. *Drosophila ornatipennis*, die diploid 11 chromosomen bezit. Moet men nu aannemen, zooals Mrs. HARVEY doet, dat dit eene chromosoom òf door splijting van één chromosoom van een vorm met 10 diploid, òf door fusie van twee chromosomen van een vorm met 12 diploid is ontstaan?

*Dit is geenszins noodzakelijk, daar kruising van een vorm met haploid 5 chromosomen, met een vorm met haploid 6 chromosomen eveneens een vorm met diploid 11 zou doen ontstaan.*

Nu kan men hiertegen opmerken, dat Mrs. HARVEY vele gevallen van „evidence” voor splijting en fusie van chromosomen geeft, maar evidence is geen bewijs en zeer terecht waarschuwt Mrs. HARVEY zelf:

„In using the present tabulation for any generalisations or conclusions, several facts must be taken into consideration. Many of the observations recorded are of too early a date to be of



much value. Other observations are contradictory and in many cases it is impossible to judge which is correct; this is largely due to difficult material and is especially true for the mammals, where for man the number of chromosomes varies between 8 and 48 (diploid) according to different authorities.

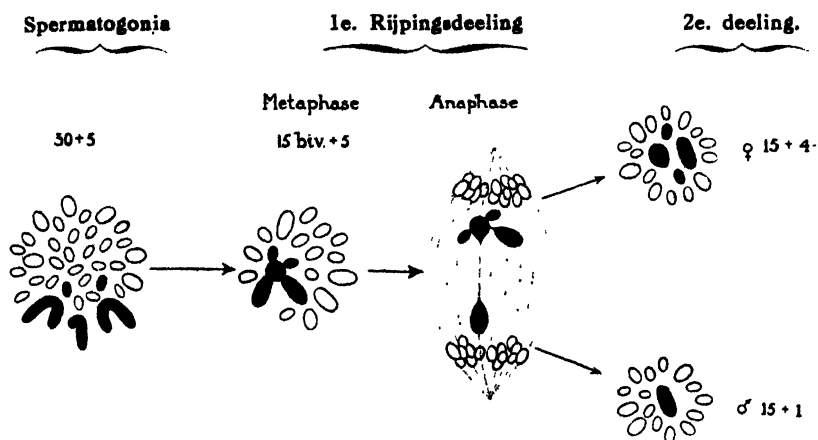
Nu heeft wel is waar Mrs. HARVEY zich bij haar afleiding der verschillende chromosomengetallen uit elkaar beperkt tot de best bekende groep, die der insecten, maar dat daar de moeilijkheden geenszins ontbreken, blijkt uit een artikel, direct op dat van Mrs. HARVEY volgend van de hand van JOSE T. NONIDEZ. „The meiotic phenomena in the Spermatogenesis of *Blaps*, with special reference to the X-complex.”

Het volgende zij daaruit hier medegedeeld, in de eigen woorden van den auteur :

„De vorming der mannelijke kiemcellen van *Blaps lusitanica*, een groote kever tot de familie der *Tenebrionidae* behoorend, heeft mij gedurende meer dan 3 jaren werk gegeven bij pogingen om de geschiedenis der chromosomen door de geheele spermatogenese heen, na te gaan.

In een eerste mededeeling (Mem. Soc. Espan. Hist. Nat. T 10) beschreef ik „en detail” de spermatogenese en het gedrag van een eigenaardig complex — het X complex, dat uit 3 groote chromosomen bestaat — gedurende de postsynaptische stadia en de eerste rijpingsdeeling. Verder voortgeschreden was het onderzoek in 1915 (Trab. Mus. Cienc. Natur. Madrid, Ser. zool. num. 18) en de verkregen resultaten werden bevestigd door een onderzoek van *Blaps walili* Seidl, een nauw verwante soort, die een dergelijk complex bezit. In beide artikelen werden echter tegenstrijdige resultaten vermeld, ten opzichte van het aantal chromosomen en de samenstelling van het X-complex in *B. lusitanica*, dat, zelfs bij hetzelfde individu variabel scheen te zijn. Spoedig bleek het echter dat deze tegenstrijdige uitkomsten eerder het gevolg van onvolkomen waarneming dan van verschillen in het reductie-proces waren en dat verdere studie noodig was om de vraag op te lossen.

Het tegenwoordige artikel is het resultaat van een nieuw onderzoek van het geheele onderwerp inclusive de reductie der chromosomen en speciaal den oorsprong en het gedrag van het X complex.



De resultaten, in dit artikel mede te deelen, komen, in het algemeen, overeen met die mijner vroegere mededeelingen voor zooverre het de eigenaardigheden der reductie betreft, maar de tegenstrijdige resultaten betreffende de samenstelling van het complex zijn opgeheven en de omstandigheden waaronder deze ontstonden zorgvuldig met elkaar vergeleken. Ik ben zoo gelukkig geweest eene reeks te verkrijgen in welke aan de juiste samenstelling van het complex niet langer getwijfeld kon worden, daar zijn samenstellende deelen op de duidelijkst denkbare wijze aan het licht kwamen.

Kortelijk uitgedrukt: in de spermatogoniale mitose van *B-lusitanica* komen 35 chromosomen voor, van welke 3 opvallend groot zijn, (zie linker figuur hierboven). Gedurende de synapsis, vereenigen zich de 3 groote chromosomen en 2 der kleinere (zwart aangegeven in de figuren) tot het X complex, terwijl de andere chromosomen tot 15 bivalente paren. In de eerste rijpingsdeeling ondergaat het complex dissociatie, 4 chromosomen — twee groote en twee kleine — gaan naar de eene cel, terwijl het derde groote chromosoom naar de andere gaat. Het resultaat is het ontstaan van twee soorten van spermatozoa, één met 19 en één met 16 chromosomen.

Een opmerkenswaardige bijzonderheid van de meiotische fase bij *Blaps* is de omstandigheid dat het complex in de spermato-cyten op ieder stadium herkend kan worden, van af de vroege

synapsis tot aan de metaphase van de eerste rijpingsdeeling, doordat het ééne der groote chromosomen gecondenseerd (solide) blijft, zooals het zoogenaamde accessoire of X-chromosoom van andere dieren, terwijl de twee andere groote chromosomen, in den vorm van lange draden daarmede vereenigd, blijven bestaan. Verder was het mogelijk aan te toonen, dat de laatste gedurende de synapsis niet paren."

*Ontdaan van alle hypothesen blijkt uit het gevondene dat bij Blaps twee soorten van chromosomen aanwezig zijn, ééne soort die zich met andere paart en eene soort die ongepaard blijft*

Dergelijke omstandigheden troffen TÄCKHOLM en HARRISON bij rozen aan en wel vond TÄCKHOLM de volgende typen :

Type 7 7 bivalente + 7 ongepaarde of somatisch : 21.

"	5	7	"	+	14	"	"	"	21
"	6	7	"	+	21	"	"	"	35
"	7	7	"	+	28	"	"	"	42
"	8	14	"	+	7	"	"	"	35
"	9	14	"	+	14	"	"	"	42

*Blaps :*  
15 bivalente +  
5 ongepaarde  
of somatisch 35.

Zooals men ziet komt *Blaps* het meest met type 8 van *Rosa* overeen. Nu is door TÄCKHOLM en HARRISON aangetoond, dat de *Rosa*-vormen, die deze mengsels van gepaarde en ongepaarde chromosomen vertoonen, en aan welker soort-zuiverheid niemand twijfelde, inderdaad ontstaan zijn, door een in vroeger tijden plaats gegrepen bastardeering van vormen, die in chromosomenaantal van elkaar verschilden.

*De gelyktijdige aanwezigheid van gepaarde en ongepaarde chromosomen bij Rosa, en, zooals dadelijk kan worden toegevoegd bij Drosera, Bryonia, Hieracium en nog wel bij meerdere andere planten, is dus gebleken een teeken van bastardeering te zijn.*

*Er is dus alle reden om te veronderstellen, dat de gelyktijdige aanwezigheid van gepaarde en ongepaarde elementen bij dieren eveneens een teeken van bastardeering is.*

Gaat men verder na, dat deze ongepaarde elementen bij dieren, het zoogenaamde X complex, in verschillend aantal bij verschillende vormen voorkomen, van af 8 (bij *Ascaris incurva*) tot één enkel, het zoogenaamde X. chromosoom en dat hetzelfde geldt van het Y complex (meerdere elementen bij *Phragmotobia*) tot

één enkel, het zoogenaamde Y, chromosoom, dan ligt de gevolgtrekking voor de hand, *dat ook het X en Y chromosoom te beschouwen zijn als indicatie's van vroeger plaats gegrepen bastardeering tusschen in chromosomen aantal verschillende gameten.*

Het spreekt van zelf, dat, bij aanwezigheid van slechts één X element of van een niet-homoloog XY paar, één der beide cellen bij de reductiedeelen een X element en het andere geen X chromosoom moet krijgen of wel de eene een X en de andere een Y element.

Aangezien er bij dieren en planten, die bisexueel zijn, nu eenmaal slechts twee geslachten voorkomen, spreekt het vanzelf, dat — om het eenvoudigste voorbeeld te nemen — het X chromosoom steeds aan het eene geslacht moet toevallen en het andere geen X chromosoom verkrijgt.

*Niet* verklaard is echter waarom het X chromosoom steeds aan *hetzelfde* geslacht toevalt, tenzij men aanneemt, dat het juist het X chromosoom is, dat het geslacht bepaalt, terwijl het plasma eigenlijk neutraal of, als men wil tweegeslachtelijk is.

Dat is echter een punt dat de *functie*, niet den *oorsprong* van het ongepaarde chromosoom resp. van de ongepaarde chromosomen betreft, en in dit artikel houden wij ons slechts met den oorsprong van deze bezig en schrijven deze — vooralsnog vragender wijze — aan bastardeering tusschen vormen, die in chromosomen-aantal met elkaar verschillen, toe.

Mocht deze opvatting juist blijken te zijn, dan zouden wij in de X en Y complexen, resp. X en Y chromosomen een nieuw bewijs hebben voor de groote rol, die de kruising in de evolutie heeft gespeeld.

### *Résumé.*

The present paper gives an enumeration of the lists of the numbers of chromosomes in different organisms which have been published. It treats more in detail of the lists, referring to the Animal Kingdom, published by Mrs. HARVEY and more especially of her conclusions in regard to the heterochromosomes. It is pointed out, in connection with a paper by NONIDEZ on the X-complex in *Blaps*, that the occurrence of multiple or single X and Y chromosomes, expressed in non-committing language

means that in forms possessing such X and Y's or such X and Y complexes we have to deal with the simultaneous presence of paired and unpaired chromosomes.

It is pointed out that such an occurrence in plants has been shown to be due to hybridisation between forms possessing different chromosome-numbers.

It is therefore suggested, that the presence of X and Y complexes or of single X and Y chromosomes is an indication of previous hybridization of forms differing in chromosome-numbers.

The author is well aware, that this is as yet but a suggestion, and the present communication is published with no other object than to beg zoologists, to whom apparently this idea has not yet occurred, to look at the problem from this point of view and to test its applicability.

It need hardly be pointed out, that if this suggestion should prove to be correct, it would give considerable support to the view that hybridisation has played an important role in evolution.

The author wishes to lay stress on the point that the suggested origin of the X chromosome and its function are of course two very different questions.

## BIJDRAGEN TOT DE KENNIS VAN ENKELE HOLLANDSCHE GROENTE-ERWTEN. I.

door J. J. PAERELS, K. TIEBES en J. C. TH. UPHOF.

De in het hier volgend verslag vermelde waarnemingen zijn gedaan aan materiaal, oorspronkelijk door PAERELS verkregen en vanaf de tweede generatie gekweekt in den proeftuin van TIEBES en onder diens leiding. De aantekeningen gedurende den groei en omtrent de zaden zijn gemaakt door UPHOF. De tekst is op grond van deze aantekeningen vastgesteld door TIEBES.

De volgende soorten zijn in het onderzoek opgenomen :

*Gele krombek*, een rankende doperwt met kleine zaden, kogelrond met gele zaadlobben en kleurlooze — iets groenachtige zaadhuid, bloemen wit.

*Vlijmsche krombek*, bijna als de voorgaande, zaadhuid iets donker

*Blauwpeul*, een rankende capucijner met groote zaden, gedeukt, gele zaadlobben, effen oranje-bruine, soms iets groenachtige zaadhuid, bloemen paars.

*Kroonerwt*, een rankende groene erwt met groote zaden, kogelrond met groene zaadlobben, kleurlooze zaadhuid, witte bloemen.

*Wonder van America*, een laagblijvende doperwt met groote zaden, sterk gerimpeld, groene zaadlobben, zaadhuid kleurloos, soms iets witachtig, bloem wit.

*Lage Kaapsche*, een rankende capucijner, met vrij kleine zaden, gedeukt, met gele zaadlobben, grijsbruine zaadhuid met paarse stippels, bloem paars.

Tusschen deze werden de volgende kruisingen uitgevoerd:

I.	{ Gele krombek × Blauwpeul	nos. der peulen, in 1917			1—8
	{ Vlijmsche krombek × Blauwpeul	"	"	"	9—17
II.	Blauwpeul × Kroonerwt	"	"	"	18—24
III.	Wonder van America × Blauwpeul	"	"	"	29
IV.	Lage Kaapsche × Wonder van America	"	"	"	31—34

Wij zullen deze vier series nu verder elk afzonderlijk beschouwen.

*I. Serie Gele krombek (en Vlijmsche krombek) × Blauwpeul.*

Hierbij werden van 19 bestoven bloemen 17 rijpe peulen verkregen, nos. 1—17. De zaden daarin waren iets grooter dan normale krombekzaden en zeer flauw gedeukt, verder natuurlijk geheel gelijk aan die van de moedersoort. 46 zaden werden gezaaid; hiervan kwamen in het geheel 39  $F_1$ -planten, die allen ongeveer gelijk waren, n.l. hoog, met paarse bloemen.

Van deze werden middelmatig groote zaden verkregen; dof geelgrijs of grijsgroen met meestal zeer duidelijke donkerpaarse stippels (bij één plant twee peulen met enkele geheel blauwe zaden), gele zaadlobben, flauw, hoewel in verschillende mate, gedeukt. Geen duidelijke splitsing was merkbaar in grootzadig en kleinzadig.

Een splitsing in kleinzadig en grootzadig en eene in gedeukt en rond had in de zaden moeten blijken. De verschillen zijn echter niet groot genoeg, om dit met eenige zekerheid te kunnen zien.

Geen van beide ouders heeft gespikkelde zaadhuid, blauwpeul bezit echter pigment, Krombek niet. Derhalve bezit de Krombek een factor voor intensivering van het pigment, dat dan als stippels optreedt, welke factor aan blauwpeul ontbreekt. Blauwpeul zou dan te vergelijken zijn met bruine boon, en Krombek met een van die witte boonensoorten, die met bruine boon gevlektzadige hybriden geven.

In 1919 werd het zaad van twee dezer  $F_1$ -planten uitgezaaid n.l. van 13—1 en 13—2, geheel identieke planten; ook de beide nakomelingschappen gedroegen zich gelijk, zoodat wij die in onze verdere beschouwingen samenvoegen. Er kwamen op 29  $F_2$ -planten, waarvan niet minder dan 10 witbloemig, de rest paarsbloemig waren. Alle planten waren hoog. De zaadhuiden waren bij de witbloeiende kleurloos of iets groenachtig, bij de paarsbloeiende was de grondkleur olijf- of geelgroen. Twee paarsbloeiende hadden bruinachtige zaadhuid. De stippeling van  $F_1$  kwam voor bij de paarsbloeiende, en wel bij evenveel planten wel als niet.

Wat de vorm der zaden betreft, moet deze generatie in zekeren zin als  $F_3$  beschouwd worden, opmerkelijk was echter het feit, dat overal waar de zaadhuid gekleurd was, de zaden gedeukt

waren, terwijl bij de witbloeiende, dus met kleurlooze zaadhuid, zoowel gedeukte als ook kogelronde zaden voorkwamen. Gerimpelde zaden kwamen niet voor. Beide uitgangsoorten bezitten dus blijkbaar den factor voor ronde zaden (wiens afwezigheid rimpeeling teweeg brengt), terwijl de Blauwpeul bovendien nog een factor voor de deuken bezit, die op een of andere manier verbonden is met de factor voor gekleurde zaadhuid, en hyperstatistisch is over rondzadigheid.

Van enkele  $F_2$  planten werd in 1920 het zaad uitgezaaid, vooral met het oog op de stippeling van de zaadhuid.

Deze planten en hun nakomelingen waren: 13—1—3 (met witte bloemen, gedeukte zaden en kleurlooze zaadhuid); 20 afstammelingen, allen net zoo.

13—1—9 (met paarse bloemen, gedeukte zaden, groenachtige zaadhuid met paarse stippels), 4 afstammelingen, waarvan 1 witbloeiend met kleurlooze zaadhuid, 3 paarsbloeiend met gestippelde zaadhuid, allen met gedeukte zaden.

13—1—10 (met witte bloemen, gedeukte zaden, kleurlooze zaadhuid), 9 afstammelingen, allen net zoo.

13—1—11 (met paarse bloemen, gedeukte zaden, geelgroene zaadhuid zonder stippels), 19 afstammelingen, allen net zoo.

13—1—16 (met paarse bloemen, gedeukte zaden, bruingrijze, sterk gestippelde zaadhuid) 5 afstammelingen, allen paarsbloeiend, 4 met grijsachtige gestippelde, 1 met geelgroene ongestippelde zaadhuid, allen met gedeukte zaden.

13—2—6 (met witte bloemen, gedeukte zaden en kleurlooze zaadhuid), 11 afstammelingen, allen net zoo.

13—2—11 (met witte bloemen, ronde zaden en kleurlooze zaadhuid), 10 afstammelingen, allen net zoo.

13—2—12 (met paarse bloemen, olijfgroene zaadhuid zonder stippels, gedeukte zaden) 24 afstammelingen, allen net zoo.

Deze generatie bevestigt geheel de uit de splitsingen in de vorige getrokken conclusies. Onverschillig of de grondkleur van de zaden geelgroen, grijsgroen of bruingroen is, en of er stippels op voorkomen of niet, bij paarsbloeiers is er steeds pigment in de zaadhuid, en al deze zaden worden donkerbruin als ze worden gekookt. Er is dus een pigmentfactor, die de paarse bloemkleur en het gewone schaalpigment veroorzaakt. Maar bovendien is er



een stippelfactor, die alleen zichtbaar werkt, als de vorige ook aanwezig is, en die in deze kruising aangebracht is door de pigmentlooze krombek.

Wij hebben hier dus een geval, geheel te vergelijken met de kruising tusschen bruine boon en dubbele spersieboon, waar de bruine boon pigment zonder vlekfactor en de witzadige spersieboon vlekfactor zonder pigment bezitten, en waar dan de  $F_1$  een intensief gevlekt zaad draagt.

### *II Serie Blauwpeul capucijner $\times$ kroonerwt.*

In 1917 werden 9 bloemen van Blauwpeul met stuifmeel van kroonerwt bestoven met als resultaat 7 peulen (nos 18—24) met 15 goede zaden, allen Blauwpeul-type.

De 1e bastaard generatie bestond uit 14 paarsbloeiende planten. De zaden daarvan waren zwak gedeukt, groot, met geelbruine tot geelgrijze zaadhuid met donkerpaarse stippels. De cotyledonen waren bij ongeveer  $\frac{1}{4}$  van alle zaden groen, bij de rest geel.

Hoewel deze kruising niet in de volgende generaties werd uitgewerkt, kan uit het bovenstaande de conclusie worden getrokken, dat de kroonerwt, hoewel zelf zonder kleur in de zaadhuid, den factor voor vlekking moet bezitten, die, wanneer pigment aanwezig is, stippels op de zaadhuid veroorzaakt. Zij komt daarin dus overeen met de Krombek.

Het is verder opvallend dat *alle* zaden van de  $F_1$ -planten gedeukt zijn. Daar deze zaden feitelijk zijn  $F_2$ -kiemen in  $F_1$ -omhulsels moet men aannemen, dat er onder hen voorkomen, die de cotyledonenbouw van de kroonerwt hebben. De  $F_1$ -zaadhuid bewerkt echter ook bij deze, dat de zaden een gerimpeld voorkomen hebben, evenals ook bij de hiervoor beschreven kruising Blauwpeul  $\times$  Krombek de gepigmenteerde zaadhuid steeds gedeukten vorm van het zaad meebracht.

### *III Serie Wonder van America $\times$ Blauwpeul.*

Deze kruising gelukte in drie bloemen, waarvan slechts één een rijpe peul (no. 29) voortbracht, met 4 zaden, waarvan twee geheel als Wonder van America-zaden uitzagen, maar de twee overige iets minder sterk gerimpeld waren en gele zaadlobben hadden. Waarschijnlijk heeft hier behalve het Blauwpeulstuifmeel

ook eigen stuifmeel ingewerkt en moeten de 2 groene erwten als zuivere Wonder van America worden beschouwd. Dat de Blauwpeul, die als vader dienst deed, heterozygoot zou zijn geweest, is geheel onwaarschijnlijk, daar de groene zaden ook de sterke rimpeling van Wonder van America toonden. Bovendien gaven zij kruipende planten in het volgende jaar.

De beide bastaardzaden gaven goede  $F_1$  planten, 29—1 en 29—3, beide paarsbloeiend en klimmend. De zaden hiervan waren groot, met effen dof geelbruine zaadhuid. Wat de cotylen betrof, splitsten zij in 11 groen: 28 geel, wat zonder twijfel overeenkomt met een 1 : 3 Mendelsplitsing. Zij waren verder gedeukt tot gerimpeld, en vertoonden in dat opzicht een onduidelijke splitsing.

Van 29—1 en 29—3 werden de groene en de gele zaden in afzonderlijke groepen uitgezaaid. De groene zaden gaven alle constant groenzadige planten. De gele zaden gaven deels constant geelzadige, deels in groen- en geelzadige splitsende, en wel in ongeveer even groot aantal (7 : 8). Daar vele planten stierven, voordat zij zaad droegen, en een aantal planten met een weinig zaad voor constant geel werden aanzien, die bij grootere zaadopbrengst wellicht splitsing hadden vertoond, gelooven wij niet, dat hier een afwijking van gewone Mendelverhoudingen in het spel is

Verder was de splitsing als volgt:

Paarsbloem — witbloem 22 : 7.

Hooggroeiend — dwergvorm 21 : 8.

Zaadvorm: rond — gedeukt — gerimpeld 5 : 14 : 4, (en eenige, die splitsten in gedeukt en gerimpeld).

Zaadhuid kleurloos — gekleurd 6 : 17.

„     kleurloos — olijfgroen — geel- of bruingroen 6 — 12 — 5.

Ook bij dit materiaal werd waargenomen, dat de ronde zaadvorm steeds gepaard ging met kleurlooze zaadhuid. Zoodra de zaadhuid gekleurd is, is de vorm der zaden gedeukt of gerimpeld-gedeukt. De zuivere, sterke gerimpeldheid, zooals Wonder van America die heeft, gaat ook steeds met kleurlooze zaadhuid gepaard.

Daar noch in de eerste, noch in de verdere bastaardgeneraties gestippelde zaadhuid optreedt, moeten wij concluderen, dat Wonder van America den bij Kroonerwt en Krombekdopper aange troffen stippelfactor niet bezit.

*IV Serie Lage Kaapsche capucijner* × *Wonder van America*.

Van 4 bestoven bloemen werden 3 rijpe peulen nos. 31, 33 en 34 met 9 zaden verkregen. Deze zaden waren middelmatig groot, met de zaadhuid van Lage Kaapsche en tamelijk sterk gedeukt. Slechts 4  $F_1$ -planten bloeiden (met paarse bloemen) en droegen zaad, de rest stierf door insectenvraat.

Het zaad der  $F_1$ -planten was middelmatig groot met groenachtigegrijsbruine zaadhuid, waarop donkerpaarse stippels. Er was een niet scherp in getallen uit te drukken splitsing in sterk-zwak gedeukt en gerimpeld. De zaadlobben waren bij 16 der 61 zaden groen, bij 45 geel.

Van drie der  $F_1$ -planten, nos. 31—1, 31—2 en 31—4 werd het zaad in 1919 uitgezaaid, en wel de groenzaadlobbige zaden apart van de geelzaadlobbige.

31—1. Alle zeven groenzaadlobbige zaden gaven planten met, voorzoover er zaad aan kwam, dezelfde eigenschap. Van de zeven geelzaadlobbige gaven er twee planten met uitsluitend geelzaadlobbige zaden, en 4 planten waarvan de zaden in deze eigenschap splitsing vertoonden.

Van de 14  $F_2$ -planten hadden 3 witte bloemen en kleurlooze zaadhuid, 11 paarse bloemen. Van deze 11 brachten slechts zes zaad voort, de zaadhuid was daar grijsachtig bruin, soms met iets groen, in twee gevallen zonder, in vier met paarse stippels.

Van een der paarsbloeiende met zaadhuid zonder stippels werd in 1920 de  $F_3$  gekweekt. Deze bestond uit 8 planten, allen paarsbloeiend met bruingrijze, ongestippelde zaadhuid.

Een ander der paarsbloeiende, met gestippelde zaadhuid, gaf daarentegen in 1920 een  $F_3$  van 10 planten, waarvan 2 wit bloeiden en kleurlooze zaadhuid hadden. Van de 8 met paarse bloemen en gekleurde zaadhuid hadden drie stippels en vijf niet.

31—2. Groenzaadlobbigheid constant; geelzaadlobbige vertoonen splitsing (2 : 5). Van de 12  $F_2$ -planten hadden 4 witte bloemen, 8 paarse; de laatste met gekleurde zaadhuid, en daarvan waren drie niet en vijf wel gestippeld met paarse stippels.

Van een der paarsbloeiende met groenzaadlobbige zaden, en waarvan de zaadhuid *niet* gestippeld was, werd een  $F_3$  aangekweekt. Merkwaardigerwijze leverde deze enkele nakomelingen *met* stippels:

onder de 13 paarsbloeiende planten met gekleurde zaadhuid waren 5 gestippelde en 8 ongestippelde (Splitsing wit-paarsbloei 3—13).

Zoowel bij 31—1 als bij 31—2 werd opgemerkt, dat de stippeling bij groenzaadlobbige zaden minder intensief is dan bij geelzaadlobbige. Het is daarom mogelijk, dat bij de zooveen genoemde als ongestippeld beschreven groenzaadlobbige zaden met gekleurde zaadhuid de stippeling zeer zwak en bijna onzichtbaar is geweest.

Op het feit, dat in de  $F_2$  de verhouding gestippeld-ongestippeld andersom is als in de  $F_3$  komen wij verderop nog terug.

31—4 Behalve de bevestiging van de constantheid der groene cotylen en het splitsen 1:3 van de geelzaadlobbige heterozygoten, en dezelfde verhoudingen voor de bloemkleur gaf de  $F_2$  de volgende resultaten te zien:

Van de paarsbloeiende, (dus met gepigmenteerde zaadhuid) waren de zaden bij 12 planten gestippeld, bij 3 ongestippeld.

In de  $F_3$ -series in 1920 bleek 1e dat de afwezigheid van stippeling overal constant bleef, 2e dat de gestippelde geen van allen constant waren. De splitting was als volgt.

$F_2$ nummer	gestippeld $F_3$	opgestippeld
31—4— 3	4	8
„ — 7	3	7
„ —11	3	22
„ —16	2	3
„ —19	2	8
„ —22	2	10
samen	16	58

Het is opvallend dat waar in de  $F_2$  de verhouding gestippeld-ongestippeld is als 12:3 deze verhouding in de  $F_3$  bijkans omgekeerd is (16:58). In de groepen 31—1 en 31—2 was dit ook reeds het geval. De verklaring hiervoor moet onzes inziens gevonden worden in de eigenaardigheid van het oogstjaar. De ontwikkeling van de paarse stippels is bij de heterozygoten blijkbaar zeer afhankelijk van uitwendige invloeden. Het jaar 1920 was in het algemeen slecht voor erwten en is dan ook zeer waarschijnlijk ongunstig geweest voor de volledige rijping en in het bijzonder voor de ontwikkeling van het pigment in de zaadhuid zoodat een groot aantal van de heterozygoten voor den stippelfactor een schijnbaar effen gekleurde zaadheid behielden. Hiervoor pleit ook het feit,

dat wij af en toe een of twee zwakgestippelde zaden vonden onder de opbrengst van een plant met overigens effengekleurde zaden. Voor controle werd in 1921 nog het zaad van twee „effengekleurde” nummers uit serie 31—4—19 uitgezaaid. De eene serie gaf uitsluitend gepigmenteerde zaden, maar daarvan 9 ongestippeld tegen 30 gestippeld. Hier was dus de ongestippeldheid in 1920 slechts schijnbaar geweest. De andere serie gaf daarentegen geen enkel gestippeld zaad, doch kleurloos: effen gekleurd in de verhouding 8:21. In dit jaar met zijn langen warmen zomer waren alle erwten volmaakt rijp en vertoonden de stippeling, indien aanwezig, zeer duidelijk.

Wij meenen op grond hiervan aan de op het eerste gezicht verbijsterende verhoudingen in 1920 geen verdere beteekenis te mogen toekennen dan die van een ernstige waarschuwing aan allen, die proeven nemen op dit gebied, en te moeten concludeeren, dat de beide oudersoorten, wat de zaadhuid betreft, onder meer verschillen in twee factoren, een voor pigment en een voor stippeling, welke laatste slechts werkt als de eerste aanwezig is. Wonder van America bezit geen dezer beide factoren. Lage Kaapsche beide.

Hiermede is echter nog niet alles gezegd aangaande de zaadhuidfactoren, daar het fond van de zaadhuid (bij de ongestippelde dus de effen kleur) nog zeer verschillend kan zijn.

Onze aantekeningen omtrent den vorm der cotyledonen, m. a. w. of de zaden gerimpeld, gedeukt of rond zijn, lijden aan onvolledigheid.

Wij kunnen in het algemeen slechts mededeelen, dat rondzadige erwten reeds in de  $F_2$  voorkwamen, en dat deze in de  $F_3$  geen gedeukte meer afsplitsten. Gerimpelde zaden waren terstond constant. Een en ander is in overeenstemming met de onder I gevonden feiten. Ronde en gerimpelde zaden kwamen alleen voor bij de nummers met kleurlooze zaadhuid en witte bloemen. Gedeukte zaden kwamen voor gecombineerd met kleurlooze zowel als met gekleurde zaadhuid. Ook dit komt overeen met hetgeen wij in onze serie I opmerkten.

Als samenvatting geven wij hieronder een lijstje van de onderzochte rassen met opgave van het al of niet aanwezig zijn van de daarbij aangeduide factoren.

SOORTEN.	Klim kruip + -	Geelcotyl + groen " -	Rond zaad + niet " " -	Gedeukt + niet " " -	Groot- zaad + klein -	Schaalpig- ment + pigm.loos -	Stippels + geen -
Blauwpeul . .	+	+	+	+	+	+	-
Kroonerwt . .	+	-	+	-	+	-	+
Lage Kaapsche	+	+	+	+	-	+	+
Krombek . .	+	+	+	-	-	-	+
Wr.van Amerika	-	-	-	-	+	-	-

In verband met de onderzoekingen van LOCK vestigen wij er de aandacht op dat een *roode* pigmentteering in onze proeven noch in de zaadhuid, noch in de bladoksels of bloemkroon is opgetreden. De factor, die volgens dezen onderzoeker rood anthocyaan in paars verandert, zou dus in alle behandelde soorten aanwezig zijn.

#### Summary.

Several crosses were made between some races of peas frequently grown in Holland for culinary purposes. Of these „Blauwpeul” is a large brown seeded pea with indent seeds. It has pigment in its testa, but does not possess the factor for spots.

„Krombek”, a pea with curved pods, yellow cotyledons and pigmentless testa possesses this factor for spots; thus the cross Krombek  $\times$  Blauwpeul gives spotted seeds in the  $F_1$ .

„Kroonerwt”, a green pea with big globular seeds has also the spot factor, but American Wonder, green with wrinkled seeds, has not. „Low Cape Capucin” has small spotted seeds of indent shape. Crossed with American Wonder it gives rise to all kinds of peas, but a remarkable fact in all crosses mentioned is, that where pigment is present in the testa, the form of the seeds always is indent. Pure wrinkled and globular seeds have colourless testa.

The factor for indent is hyperstatic over globular.

HUIZEN, December 1921.

# DIE AUFARBEITUNG DES KÜHN'SCHEN KREUZUNGSMATERIALS IM INSTITUT FÜR TIERZUCHT DER UNIVERSITÄT HALLE

von J. P. LOTSY.

Im Jahre 1865 wurde von JULIUS KÜHN in Halle der Haustiergarten gegründet. Darueber berichtete er ziemlich ausführlich in der Festschrift: „das Studium der Landwirthschaft an der Universität Halle. Festschrift zur Feier des 25 jährigen Bestehens des landwirthschaftlichen Instituts der Universität Halle“.

Aus dieser Festschrift sei zunächst einiges hier mitgeteilt.

Eine der Aufgaben des Haustiergartens — ein völlig neues Unternehmen — war die Beziehungen der Haustiere zu den verwandten wildlebenden Arten näher festzustellen, um so die schwebenden Fragen ueber Abstammung der ersteren und ueber Bastardbildungen, so weit wie möglich, zur Erledigung zu bringen.

Die erste Frage betraf die Existenz oder nicht- Existenz von Mauleseln. Die lateinische landwirthschaftliche Schriftsteller unterschieden bereits zwischen der Kreuzung Esel ♀ × Pferd ♂ = *Hinnus* und Pferd ♀ × Esel ♂ = *Mulus*, und wurden darin von neueren Autoren gefolgt.

H. von NATHUSIUS--Hundisburg, der grosse Kenner der Haustieren, erklärte aber noch „der Maulesel (*Hinnus*) gehört zu den unbekanntesten Thieren“. KÜHN erwähnt denn auch mit grosser Genugthuung dass im Haustiergarten bereits 2 Mal ein Maulesel geboren sei.

Eine weitere Frage betraf das Verhältniss des Yak (*Bos grunniens*) zu dem Hausrind.

Zunächst wurde eine grössere Zahl von Bastarden von zwei reinblutigen Yakbullen mit Hauskühen verschiedener Rassen gezogen.

Am 3 December 1877 wurde der erste ♀ Yakbastard geboren und

später noch 18 weitere Bastarde, im ganzen 9 ♂ und 10 ♀.

Bei 68 Paarungen der ♂ Yakbastarde mit ♀ Bastarden, sowie mit Muttertieren unseres Hausrindes erfolgte in keinem einzigen Falle Befruchtung. Eine nähere Untersuchung ergab in allen bis jetzt untersuchten Fällen fettige Degeneration der Testikel. Die Ursache der Sterilität von ♂ Bastarden wurde also schon von KÜHN entdeckt.

Dagegen zeigten sich die ♀ Bastarde fruchtbar als sie mit einem Shorthorn-Devon oder Yakbullen gepaart wurden, doch war die Zucht dieser Art zum Teil keine sehr glückliche; zwei solcher einviertelblütiger Yakbastarde wurden tot geboren, ein drittes, bei der Geburt kräftiges und gut gebildetes ♂ Kalb starb im Alter von 4 Wochen, 4 ♀ starben innerhalb der ersten neun Tage nach der Geburt.

Zu normaler Fortentwicklung gelangten 3 ♂ und ein ♀ einviertelblut Yakbastard, jedoch ist die Ernährungsfähigkeit dieser Tiere minder gut als die der Halbblut-Yakbastarde. Auch weiterhin war die Fruchtbarkeit gering. KÜHN schliesst aus diesen Versuchen:

„Schon die bis jetzt gewonnenen Versuchsergebnisse sind jedoch entscheidend für die aufgeworfene Frage: „der Yak und das Europäische Hausrind sind nicht zu derselben Art gehörig, sie sind sicher spezifisch verschieden. *Die Sterilität der ♂ Halbblutbastarde lässt darüber keinen Zweifel.*

KÜHN stand nämlich auf dem Standpunkte, dass zwei Formen, welche mit ein ander gekreuzt fruchtbare Bastarde ergaben, derselben, solche welche keine oder unfruchtbare Bastarde ergaben, verschiedenen Species angehörten und seine, uns vielfach sonderbar berührende, Durcheinanderkreuzungen verschiedener Formen bezweckten wohl alle die Grenzen der Arten, welche an der Bildung unserer Haustiere Anteil haben, festzustellen.

Dass die Sache jedoch nicht so einfach liegt, empfand KÜHN selber als er den Gayal mit dem Hausrinde kreuzte. Bei dieser Kreuzung waren zwar auch die ♂ Bastarde unfruchtbar, aber da es sich herausstellte dass wenigstens einer der geschlachteten unfruchtbaren Bastardbullen, sich lebhaft bewegende, Spermatozoën besass, schloss KÜHN, dass der Gayal näher mit dem Hausrinde verwandt ist wie der Yak. Wie wir später sehen werden, stellte es sich aber später heraus, dass einer der Gayalbastardbullen



doch fruchtbar war, so dass dieser Bulle, dem Kühn'schen Kriterium nach, beweisen würde dass Gayal und Hausrind derselben Species angehörten!

Weiter gelang es drei Arten nl. den Banteng (*Bos sundaicus*) den Gayal, und eine Westerwälder Kuh in einem Bastard zu vereinigen, was KÜHN offenbar sehr erfreute; aus welchem theoretischen Grunde, geht jedoch aus seiner Mitteilung nicht hervor.

Vom Banteng wurden 10 Bastarde erhalten und zwar von Gayalbastard-muttern, vom Zebu und von mehreren Rassen des europäischen Hausrindes. Eine dieser Combinationen wurde bezeichnet als „Kuh  $\frac{1}{1}$  Holländer,  $\frac{1}{2}$  Banteng,  $\frac{1}{4}$  Gayal,  $\frac{1}{8}$  Westerwälder“. KÜHN sagt darueber nur, dass Bastarde dieser Art noch der weiteren Prüfung bedürfen. Später wurden sogar 4 „Species“ in einem Bastard vereinigt, indem oben erwähnte Kuh mit einem Yakbullen ein Tier folgender Combination ergab:  $\frac{1}{1}$  Yak,  $\frac{1}{2}$  Holländer,  $\frac{1}{4}$  Banteng,  $\frac{1}{8}$  Gayal,  $\frac{1}{16}$  Westerwälder. Abbildungen der Mutter und dieses Kalbes finden sich in dem später zu besprechenden, von NATHUSIUS herausgegebenen, „Haustiergarten“. Vom Amerikanischen Bison wurden 3 Hauskühe befruchtet, die Kälber gingen aber bei der Geburt ein. In einem dieser Fälle wurden ♀ Zwillinge tod geboren, in den beiden andern Fällen wurde ein Kuhkalb und ein Bullenkalb ebenfalls tod geboren.

Als von ganz besonderem Interesse bezeichnet KÜHN die Resultate der im Haustiergarten ausgeführten Versuche mit Paarung vom Muflon (*Ovis musimon*) und dem Hausschaf. Dass eine solche Paarung gelingt wussten schon die alten Römer welche Bastarde solcher Art „*Umbri*“ nannten. NATHUSIUS sagt aber in seinen Werke: „Die Schafzucht“ (Berlin 1880): „Es ist nichts bekannt ueber die Eigenschaften dieser Bastarde und deren weitere Verwendung zur Zucht.“

Der Muflon wurde nun von KÜHN mit allen Rassen von Schafen, die ueberhaupt zu erlangen waren, gekreuzt und zwar mit: den verschiedenen Formen der Merinos (Electorals, Negrettis, Rambouillets, Südfranzösischen hornlosen Merinos, Mauchamps) 14 englischen Schafrassen, allen deutschen Landrassen, nordischen Kurzschwänzen, Zackelschafen (einer eigenartigen Rasse mit graden, aber spiralig gewundenen Hörnern), Siebenbürgischen Zurkans, Graubündener Bergschafen, Bergamaskern, französischen Land-

rassen und Zuchtrassen, Aegyptischen und Indischen Fettschwänzen, Arabischen Stummelschwanzschafen, Abessinischen Kurzohrschafen, Senegalschafen, Dinka-schafen und Asiatischen Fettsteiszen.

*Es zeigte sich bei allen diesen Rassen, die Paarung mit dem Mufflon gleich erfolgreich; nicht eine einzige Rasse verhielt sich abweichend, sowohl was die erste Paarung als die Zeugungsfähigkeit und Fruchtbarkeit der erzeugten Kreuzungsprodukte anlangt.*

Am meisten wundert sich KÜHN u<sup>e</sup>ber die Tatsache „dass selbst die extremste Inzestzucht sich erfolgreich zeigte; Zwillinge zweierlei Geschlechts, mit einander gepaart, erzeugten ein lebenskräftiges Junges!“ Daraus, meint er, folge klar „dass Mufflon und Hausschaf nicht verschiedener Art, dass also ersterer in der Tat ein Stammvater des letzteren ist.“

Dass bei diesen Versuchen, die allgemeine Körperform des Merinobockes, die Unterdrückung des Haarwechsels, die Wollbildung und reinweisse Farbe u<sup>e</sup>ber den entsprechenden Merkmalen des wilden Mufflons dominirte, „zeigt dass die Konstanz des Urblutes durch die Vererbungsenergie der durch Hochzucht entwickelten Qualitäten siegreich aus dem Feld geschlagen wurde. Nur der erheblich verkürzte Schwanz ist auf Rechnung des Urbluts zu stellen.“

Ein Nebenergebniss dieser Versuche bildete der Nachweis dass der Typus einer Zuchtrasse unabhängig ist van äusseren Umständen. Die Fettsteissrasse (*Ovis ariens steatopyga* PALLAS) hat fast gar keinen Schwanz, der nur durch 3—6 verkümmerte Wirbel angedeutet und mit einem grossen, oben bewollten, unten kahlen Fettwulst bedeckt ist, welcher die ganze Steissgegend einnimmt und in der Mitte durch eine Einschnürung etwas gespalten erscheint.

Dieses Merkmal soll nun, nach PALLAS, durch die Salzpflanzen und bittern Kräutern der Steppen hervorgebracht werden und verloren gehen, wenn die Thiere in andere Gegenden versetzt werden, wo dergleiche Nährpflanzen fehlen. Spätere Beobachter bestätigen die Ausführungen von PALLAS, und DARWIN citirt diese Angaben zum Beleg dafür, dass die Natur der Nahrung zuweilen definitiv gewisse Eigenthümlichkeiten veranlasse. KÜHN's Versuche in Halle zeigten nun in ueberzeugendster Weise dass das betreffende Merkmal in Halle bei gänzlich anderer Nahrung und Haltung der Tiere völlig constant blieb.

KÜHN's Nachfolger: SIMON VAN NATHUSIUS berichtet ueber weitere Schafkreuzungen KÜHN's in „Der Haustiergarten und die dazu gehörigen Samlungen im Landwirthschaftlichen Institut der Universität Halle 1912. Kurzer Leitfaden für Besucher und Interessenten 77 pp. mit 52 Abbildungen nach Photographiën". Es geht daraus hervor dass KÜHN noch folgende Arten mit Hausschafen gekreuzt hat: *Ovis Ophion* (vom Ural) *Ovis cycloceros* (das Persische Wildschaf) *Ammotragus tragelaphus* (das Mähnnenschaf) und *Ammotragus nahoor*. Ueber die Resultaten mit *Ovis Ophion* wurde nicht berichtet; *Ovis cycloceros* war mit den Hausschafen ebenso fruchtbar wie der Mufflon, hingegen war das Mähnnenschaf gar nicht zum Decken zu bewegen, und hatten die Sprünge des *Ammotragus nahoor* keinen Erfolg. Der Versuch Argali-Züchtungen vorzunehmen scheiterte an der Unmöglichkeit dieses prachlige, gehornete, riesige, Schaf in Halle einzugewöhnen.

Die Behauptung dass Schaf und Ziege fruchtbar miteinander seien, ist durch mehrere Hunderte erfolgloser Paarungen auf das entschiedenste widerlegt. Im besonderen ist auch das Amerikanische Märchen, dass man in den Ovejas Linas (Linaschafe) Chile's regelmässige Kreuzungen mit Ziegenböcken vornehme und dass diese sich fruchtbar fortpflanzten durch vorgenommene Versuche mit Linaschafen Lügen gestraft.

VON NATHUSIUS erwähnt weiter folgende Kreuzungen KÜHN's:

Hund  $\times$  Wolf und Hund  $\times$  Schackal (*Canis aureus*) sind absolut fruchtbar, hingegen gelang die Vereinigung Hund  $\times$  Fuchs trotz mehrfach wiederholter Versuche nicht; ebenso wenig gelang es, trotz zahlreicher Versuche, Leporiden zu erhalten.

Im Anfang seines Leitfadens sagt v. NATHUSIUS:

„da die bei den Kreuzungen gestellten Fragen mehr oder weniger restlos (sic!) beantwortet sind, soweit es eben im gegebenen Rahmen möglich, mussten die vorhandenen Kreuzungstiere grossenteils den Stall räumen. Selbstverständlich ist ein Teil als schwer oder ueberhaupt nicht wieder zu beschaffendes Anschauungsmaterial behalten. Sonst aber sind allmählich, seit mir im April 1910 die Leitung der Abteilung für Tierzucht und Molkereiwesen uebertragen worden ist, im Tierbestande mehr Vertreter der für die practische Tierzucht wichtige Rassen und Formen eingestellt worden. Daraus ergab sich von selbst eine andere Forschungsrichtung“.

In 1911 berichtete dann S. VON NATHUSIUS ueber „*Die bisherigen Ergebnisse der Kreuzungsversuche mit dem Gayal*“ (*Bibos frontalis*) im Haustiergarten. KÜHN-Archiv Bd. I erster Halbband p. 61—107. Begonnen sind die Gayalzuchtungen mit zwei seitens der Zoologischen Gesellschaft in Calcutta dem landwirtschaftlichen Institute geschenkten Original-Gayals männlichen und weiblichen Geschlechts. Der Bulle hat 51 mal im Laufe von etwas ueber 2 Jahren weibliche Tiere der verschiedensten Rassen und von ihm stammende Bastardtiere gedeckt und dabei 23 Kälber gezeugt, van denen 3 verworfen, bezw. zu früh geboren sind. Im Allgemeinen muss eine ausgezeichnete Fruchtbarkeit festgestellt werden. Ausser diesem Bullen wurden noch 3 andere Original-bullen in den Züchten benutzt.

Die Befruchtungsergebnisse der Gayalbullen legen die Vermutung nahe dass diese nur während einer bestimmten Brunstzeit fruchtbar sind, wenn sie auch ausserhalb dieser Zeit zum Sprunge bereit sind. So befruchtete ein Gayal anfangs gut, dann trat eine mehrmonatliche Pause ein, in der 7 Bedeckungen resultatlos blieben, wonach aber nochmals eine ganz hervorragend erfolgreiche Deckreihe einsetzte.

Eine Anzahl der gewonnenen Bastarde ging so früh ein, dass sie nicht zur Zucht benutzt werden konnten. Im ganzen sind 27 Halbblut-Gayalbastarde geboren, 6 ♂ und 3 ♀ scheiden, als in jugendlichem Alter gestorben, aus. Von den uebrigen 18 waren 7 ♂, 11 ♀.

Wie bei den Yakkreuzungen waren die weiblichen Bastarde entschieden fruchtbarer wie die männlichen. Nur eine der gedeckten Kühe ist nicht tragend geworden.

Von den 7 ♂ Bastarden erwiesen sich 6 unfruchtbar — zu urteilen nach resp. 23, 7, 8, 15 und 5 Deckungen. *Der 7<sup>de</sup> F<sub>1</sub> Bulle Gayal-Prätigauer n<sup>o</sup>. 833 war aber fruchtbar und zwar befruchtete er aus 21 Sprüngen 11 mal!*

Leider war in den Versuchen, gar kein System, alles wurde durch einander gekreuzt, so dass ein unentwirrbare Nachkommenschaft entstand. Angaben ueber Form oder Farbe der Bastarden bringt die Arbeit nicht, nur lange Tabellen ueber die Resultate der Deckungen in Bezug auf die Fruchtbarkeit.

Die Frage nach den Beziehungen zwischen Gayal und Gaur wurde erörtert von:

**H. Schumann** *Gayal und Gaur und ihre gegenseitigen Beziehungen mit Tafel I—IV und 6 Textabbildungen (Photo's und Schädel) Kühn Archiv Bd III erster Halbband 1913 p. 7—81.*

Die Arbeit bietet eine morphologische Untersuchung, ohne Kreuzungsversuchen, welche zum Resultate führt dass Gaur und Gayal „zwei verschiedene, von einander streng zu trennende Arten der indischen Wildrinder sind. Man kann nicht, wie BAKER, LYDEKKER, u. s. w. annehmen, dass der Gayal die domesticirte Form des Gaur sei“. „Auch kann der Gayal nicht als Kreuzungsprodukt des Gaur und Zebu angesehen werden.“

Im Leitfaden des VON NATHUSIUS findet sich dann noch die Angabe dass 3 Bastarde von Hausrind mit Gaur erhalten wurden, und dass auch hier ein Halbblutbullen fruchtbar war.

Ueber Resultate der Kreuzungen mit Wildschweinen berichtet.

**Rudolf von Spillner** in „Wissenschaftliche Ergebnisse der im Hausthiergarten des landwirtschaftlichen Instituts angestellten Versuche der Kreuzung des borneoschen Wildschweins mit dem europäischen Wild- bzw. Hausschwein (mit 6 Lichtdrucktafeln, Schädel und Atlasbilder bringend). Berichte aus dem physiol. Lab. und der Versuchsanstalt des landw. Instit. der Universität Halle, herausgegeb. von JULIUS KÜHN 1stes Heft 1894 p. 81—141.

Das bornesische Wildschwein, *Sus barbatus*, von welcher Art *S. longirostris* wohl nur eine Varietät ist, gehört nach Verf. in die Gruppe der Schweinen mit Gesichtswarzen.

Zwei Bartschweine — als junge Ferkel eingefangen — und deswegen vermutlich Schwester, kamen etwa halbjährig am 10 Sept. 1884 in Halle an. Von Streifung war nichts mehr zu sehen. Beide Thiere starben bald nach einander, das eine am 5 Dec. 1886, das andere am 6 Juli 1887.

*Kreuzung des Sus barbatus mit dem wilden Sus scrofa aus Deutschland.*

F<sub>1</sub>: Bartschwein n°. 3 ♀ × *Sus scrofa* wild ♂

4 Jungen geboren 13 Aug. 1896

Bartschwein n°. 4 ♀ × *Sus scrofa* wild ♂

7 Jungen geboren 17 Aug. 1886

Von diesen 11 Jungen starb bald 1 ♂; 2 ♂ und 8 ♀ blieben am Leben. Mit einander gepaart zeigten sich die F<sub>1</sub> tiere fruchtbar;

in 5 Würfen wurden von 26 April 1888—6 Aug. 1888 19 F<sub>2</sub> tiere geboren.

F<sub>2</sub>: Am 26 April warf eine F<sub>1</sub> Sau 5 Jungen, welche sie leider zerdrückte.

30 „ 2<sup>e</sup> Wurf „ „ „ 2 todte Jungen.

18 Juni 3<sup>e</sup> „ „ „ „ 4 Jungen, von der Mutter zerdrückt.

25 Juni 4<sup>e</sup> „ „ „ „ 3 Jungen starben am 1<sup>en</sup> Tage, den beiden andern biss die Mutter am 6 Juliden Kopf ab

6 Aug. 5<sup>e</sup> „ „ „ „ 3 Jungen, bald gestorben.

Dieses unglückliche Resultat beruht aber, nach des Autors Meinung, nur auf Ungeschicklichkeit der noch jungen Sauen, „Bösartigkeit konnte ich bei denselben Müttern später nicht beobachten, im Gegenteil waren die Sauen äusserst zahm und pflegten Ihre Jungen (die einviertel-blütigen Bastarde) mit grosser Liebe.

Die F<sub>1</sub>: *Köpfe* sind sehr stark gestreckt, in dieser Beziehung viel mehr dem Bartschwein gleichend. Form und Stellung der Rüsselscheibe erinnert ebenfalls stark an das Bartschwein.

*Ohren.* Deutlich dominirend ist die charakteristische Kürze der Ohren des Bartschweins. Ohrenbreite „merkwürdiger weise recht bedeutend, nähert sich mehr den Verhältnissen unseres Wildschweins.

Der *Hals* ist sehr kurz, oft noch kürzer als beim Bartschwein.

Der *gekrümmte Rücken* des Bartschweines dominirt.

*Hingegen* sind Stirn und Scheitel verhältnissmässig breit, wie bei *Sus scrofa*.

*Vor und Hinterhand* Durch den Einfluss des *Sus scrofa ferus* bedeutend gekräftigt. Brust im allgemeinen kräftiger als beim Bartschwein.

*Länge des Schwanzes* Bedeutender als beim Bartschwein.

„*Intermediär*“ Mittelhand einmal kürzer, einmal länger und entspricht somit bald mehr dem Bartschwein oder dem Europäischen Wildschwein.

*Haarkleid der F<sub>1</sub> Tiere.*

Das Jugendkleid war gestreift. Gesichtswarzen, etwa von Linsengröße, sehr deutlich (vom Bartschwein herrührend). Die allgemeine Körperfarbe hatte viel Ähnlichkeit mit dem Wildschweine Europa's. Bei älteren Tieren wird die Sache aber anders. Besonders zwei der Tiere, n°. 5 und 12, tragen ein prachtvoll silbergraues Kleid, sämtlich sind dieselben heller gefärbt als ihre jüngere Verwandten. Nach SCHLEGEL sollen zumal alte Exemplare des Bartschweins, heller gefärbt sein. Die Rüsselscheibe, wie beim Bartschwein, hell fleischfarbig. Die schwarze Querbinde, die den vorderen Teil der Schnauze umgibt ist meistens scharf abgesetzt, wie beim Bartschwein, auch das Auftreten der hellen Binde ungefähr wie beim Bartschwein. Die Umgegend der Ohren war in allen Fällen nackt, mehr noch als beim Bartschwein. Endquaste des Schwanzes nicht bemerkenswerth stark, erinnert vielmehr an die von *Sus scrofa ferus*.

In der Stärke der Haaren stehen diejenigen der Nasenquerbinde und des Backenbartes oben an, doch erreichen sie nicht jene drahtartige Dicke wie beim Bartschwein. Die Stärke und Stellung der Gesichtswarzen ist wechselnd, dieselben sind in allen Fällen angedeutet, einmal stellen sie sich mehr als längere Falten dar, das andere mal mehr als warzige Gebilde.

*F<sub>2</sub> Tiere.*

Einzige Angabe: Jungen gestreift.

Leider fand weiter wieder die unglückliche Kreuzung mit anderen Rassen statt, so dass als Viertelbastarde beschrieben werden: Tamworth — Europäisches Wildschschwein — Bornesisches Wildschwein.

Das wichtigste Resultat ist die Feststellung der Tatsache dass *Sus barbatus*, sowohl mit *Sus scrofa ferus* wie mit dem Hausschweine, fruchtbare Bastarde giebt.

Als Nachfolger v. NATHUSIUS wurde Prof. FRÖLICH nach Halle berufen und dieser hat sich in dankenswerter Weise der Mühe unterzogen durch seine Schüler, so weit wie möglich, die Kühn'sche Kreuzungsergebnisse nach modernen Gesichtspunkten bearbeiten zu lassen. Mehrere solcher Bearbeitungen liegen schon vor, sind aber,

der schweren Druckkosten wegen, nur noch als Manuscript-Dissertationen der Facultät in Halle eingereicht worden.

Während meines Besuches, Anfang December 1921, hat nun Prof. FRÖLICH mir in zuvorkommender Weise diese Manuscripte zur Verfügung gestellt und mir die Erlaubniss erteilt darueber zu berichten; ich sage ihm dafür an dieser Stelle verbindlichsten Dank und lasse hier die Berichte folgen:

**M. Weise** *Untersuchungen ueber die Vererbung an Kreuzungen von Zebu und Hausrind*. Inaug. Diss. (Ms) Halle 1921 mit vielen Tabellen.

Die Arbeit behandelt die Kreuzungen des Zebu mit einer grossen Zahl verschiedener Rassen des Hausrindes. Leider fehlt die  $F_2$ -Generation fast völlig: „Nur eine Kuh 532, die aus einer Paarung von Zebu-Guernsey 435 und deren Halbbruder Zebu-Ditmarsch 433 stammt, mithin streng genommen nicht als  $F_2$ -Generation aufgefasst werden dürfte, gibt mangelhafte Auskunft ueber das Aussehen der  $F_2$ -Tiere“. Von einem Versuch Aufspaltungserscheinungen festlegen zu wollen, kann natürlich keine Rede sein. Von landwirtschaftlichem Interesse ist dass sehr gute  $F_1$  Gebrauchstiere gewonnen wurden. Die Versuche fingen 1878 an mit einigen von KÜHN von HAGENBECK angekauften indischen und afrikanischen Buckelrindern, erstere werden meistens als Zebu's, letztere als Sanga's angedeutet. Sanga's wurden von KÜHN auch mit Gayals und Zebus, mit dem Balirinde, das dem Banteng sehr nahe steht, gekreuzt. Kreuzungen von Zebu und Hausrind wurden und werden von KÜHN's Nachfolgern v. NATHUSIUS und FRÖLICH fortgesetzt. Das wichtigste Resultat der Kreuzungen, bis heute, ist vielleicht:

„Unter den Färbungserscheinungen ist die schwarze Färbung der  $F_1$  Bullen bemerkenswerth, umsomehr als bei den Jungbullen der jetzt noch lebenden Generation nachzuweisen ist, dass sie, wie ihr Vater, der Zebu-Bulle, als Kälber rot gewesen sind und sich erst mit zunehmenden Alter schwarz färbten. Es hat den Anschein als ob es sich hierbei um einen Fall des Auftretens eines sogenannten Geschlechtsabhängigen Merkmales handelt.“

**B. Schirneker** *Equus Przewalskii Poliakoff, seine Geschichte und Einführung in Deutschland unter besonderer Berücksichtigung der Versuche am Tierzucht-Institut in Halle*. Diss. Halle 1921 (MS) mit 21 Photographiën und mehreren Tabellen.



Während in Amerika im Diluvium wenigstens 9 verschieden, grossen, mittelgrossen und kleinen wilden Equidenarten vorhanden waren, starben diese dort sämtlich im Alluvium aus.

In Europa dagegen breitete sich *Equus caballus* in einer grösseren und plumpen Waldform und einer kleineren Steppenform in der gleichen Periode ueber weite Gebiete aus. Neben dem Wisent war er Hauptjagdtier der Steinzeitmenschen.

Es lässt sich nicht mehr feststellen wann die einzelnen Gattungen der Equiden: *Asinus*, *Hemionus*, *Hippotigris* und *Equus* entstanden sind.

In der Frage nach der Urheimat der Pferde stehen sich zwei Ansichten gegenueber, zwischen denen eine dritte zu vermitteln sucht. Während die aeltere die Weiden und unbewohnten Steppen Centralasiens als Ursprungsstätte der Pferde ansieht, weist die neuere diesen Platz Amerika zu. Nach dieser Anschauung muss also, sagt der Autor, Alte und Neue Welt einmal durch eine Landbrücke verbunden gewesen sein. Da in neuerer Zeit Wegener<sup>1)</sup>, wie es mir (L.) scheint, auf guten Gründen die Ansicht vertritt dass „die nordamerikanische Kontinentalscholle früher dicht neben der europäischen gelegen, ja mit ihr eine einzige Scholle gebildet hat, dass diese grosse Scholle sich spaltete und die beiden Teile sich im Laufe der Zeiten weiter und weiter von einander entfernten“, ist gegen die Annahme einer früheren Verbindung beider Continente selbstverständlich nichts einzuwenden, aber auch die dritte Ansicht, welche behauptet, dass die Equiden sich gleichzeitig in beiden Erdteilen unabhängig von einander entwickelt haben, möglich. Die ganze Frage verliert, als Nord-Amerika und Europa einst ein einziges Continent gebildet haben an Interesse.

Wie dem nun auch sein möge, in Europa lässt sich die Gattung *Equus* auf die schon erwähnten Wald-beziehungswese Steppenformen zurückführen (NEHRING Fossile Pferde aus den Deutschen Diluvial Ablagerungen Landw, Jahrb. 1884 und KILZHEIMER. Was ist *Equus equiferus* Pallas? Naturw. Wochenschr N. F. 1909) die unter einander nicht verwandt sind. <sup>1</sup>

Mit dem Beginn der Bewaldung Nordeuropa's wird das Steppen-

1) A. WEGENER, Die Entstehung der Continente und Ozeane 2e Aufl. 1920 p. 11.

pferd vom Waldpferd auf seinen Weidegründen abgelöst und in die Steppen des Ostens gedrängt.

Aus dem Waldpferd, das als Wildform ausstirbt, entwickeln sich die Kaltblütler, während sich das Steppenpferd in einem kleinen Rest im, 1879 entdeckten, *Equus Przewalskii* Poliakoff bis auf unsere Tage erhalten hat

Abgesehen von dem *Tarpan*, dem europäischen Wildpferd, dessen letzte frei lebende Vertreter um 1860 von Bauern aus der Landschaft Cherson im Taurien erschlagen wurden und dessen systematische Stellung aus Mangel an einwandfreiem Skelettmaterial wohl nie geklärt werden wird, kannte man bis zum Jahre 1881 kein lebendes Wildpferd.

In diesem Jahre beschrieb POLIAKOFF, Conservator des Museums der Akademie der Wissenschaften in St. Petersburg *Equus Przewalskii*, auf Grund eines Schädels und einer Haut vom Russischen Oberst PRZEWALSKI aus der Dsungarei mitgebracht. Manche Zweifel an die Artberechtigung dieser Form wurde geäußert, doch etwa 10 Jahre später von GRUM GRSHIMAILO, der ein Paar lebendige Tiere nach Moskau brachte, zerstört.

1889 gelang es dem grossen Tierfreund und Züchter FRIEDRICH v. FALZ—FEIN für seinen Wildpark Askania Nova in der Nogaischen Steppe in Taurien 4 Przewalskiipferde zu erwerben, welche aber nicht alle reinblütig gewesen sein sollen.

Im nächsten Jahre rüstete dann HAGENBECK auf Anregung des Duke of Bedford eine Expedition aus um weitere Tiere zu erhalten. Die Heimat des *Equus Przewalskii* ist die Dsungarei an der russisch-chinesischen Grenze. Das Vorkommen wird durch ein Viereck begrenzt, welches im Norden durch den 48° N.Br., im Süden durch den 46° N.Br., im Westen durch den 84° östl. Länge (Greenwich), im Osten durch den 91° ö.L. gebildet wird.

Nach unseren heutigen Kenntnisse lebt er dort in 3 getrennten Revieren, in 3 verschiedenen Schlägen oder Stämmen, die von einander in den Farbentönen deutlich verschieden, in sich aber einheitlich, sind. Diese Erscheinung wird auf Inzucht zurück geführt.

*E. Przewalskii* lebt sowohl in der ebenen Wüste als auch im Gebirge wo es bis 7500 Fuss emporsteigt. Es bevorzugt aber die ebenen Einöden, geht Nachts auf die Weide und zieht sich mit

Tagesanbruch wieder in die Wüste zurück. Sie liegen dabei täglich erstaunliche Strecken zurück.

Sie schliessen sich zu Rudeln bis zu 20 Stück zusammen, die unter Führung eines alten Hengstes stehen (bilden also kleine syngameonten L.); oft vereinigt sich wieder eine Anzahl Rudel zu einer Herde, die bis 1000 Stück zählen soll. Sie sind sehr scheu; es ist fast unmöglich auf Schussweite an sie heran zu kommen und alle Versuche der Mongolen sie zu zähmen blieben erfolglos..

*Alle Tiere aus der flachen Steppe sind hell, falbgraugelb, alle aus den niedrigen Bergen hell gelbrötlich und alle aus dem Hochgebirge dunkel lebhaft rotbraun.*

Alle haben einen daumenbreiten, dunklen Rückenstreifen, bei allen ist die hellere Färbung der unteren Partiën, die helle und dunkle Farbe des Schwanzes und der Beine nach demselben Gesetze entwickelt und wird durch die Gesamtfärbung nach hell und dunkel modificirt; offenbar ist das Princip der Schutzfärbung bei *E. P.* im höchsten Grade ausgebildet.

Der Schwanz nimmt ungefähr eine Mittelstellung zwischen dem eines Pferdes und eines Esels ein: sein oberer Teil ist zottig und kurz behaart, die langen Haare entspringen nur am unteren Teil der Rute und reichen mit ihren Spitzen bis an die Ferselgelenke.

An der schwarzen, aufrechten, Mähne fehlt der Stirnschopf; sie endet schon zwischen den Ohren.

Ein dunkler Schulterstreifen ist verschwommen angedeutet. Vorderfusswurzel und Sprunggelenk sind mit 3—10 mehr oder minder deutlichen dunklen Querbänden in Form von Halbringen versehen. Bei Individuen mit dunklen Beinen und im Winterkleide ist dies aber nicht sichtbar.

Die Stuten werfen bei Kobdo in der Mongolei, dem Ausgangspunkte und Sammelager für die Hagenbecksche Expedition zu Anfang Mai. Einige Tage alten Jungen wurden durch hinter sie, auf ihren schnellen Pferden herjagenden Mongolen eingefangen, wobei aber die Mütter ausnahmslos entkamen. Sie wurden dann sofort milchenden Mongolenstuten zugeteilt, welche sich anstandslos ihrer annahmen. Fünfzehn Hengste und 13 Stuten gelangten schliesslich im October 1901 gesund nach Hamburg.

Je ein Paar kam an den Zoologischen Garten Berlin, das Halenser Institut, einige blieben bei HAGENBECK, der Rest kam zu dem

Duke of Bedford, der heute noch ueber eine grössere Herde verfügen soll.

KÜHN kaufte von HAGENBECK, zum erstaunlich billigen Preise von 5000 Mark, einen Hengst und bekam eine elend aussehende Stute geschenkt, die sich gegen alle Erwartung erholte und gut aufwuchs. Sie wurden im Freien gehalten und erhielten ihr Futter (5 Pfd gequetschten Hafer pro Tier und pro Tag,  $\frac{1}{2}$  Pfd gequetschten Leinsamen und reichlich Heu) unter einem Bretterverschlag.

Die Tiere wurden Mai 1901 in der Mongolei geboren, gelangten im Herbst nach Halle, wo sie gut aufwuchsen aber erst spät geschlechtsreif wurden, so dass das erste Fohlen 1906 fiel.

Der Hengst ist bedeutend heller wie die Stute, seine Grundfarbe ist ein helles Gelbbraun, die der Stute ein dunkles Rostbraun. Beide waren sehr scheu und ängstlich, aber nicht bössartig, sie namen nie Menschen an und wenn die Koppel betreten wurde — auch vom Wärter — so zogen sie sich in der äussersten Ecke zurück. Eines Tages waren einmal zwei Schaflämmer in die Umzäunung gebrochen; die Wildpferde stürzten sich sofort auf sie; dem einen wurde das Genick durchbissen, das andere mit den Vorderbeinen zerschlagen. Auffallend war die grosse Spätreife der Tiere. Sie waren erst mit dem 6<sup>ten</sup> Lebensjahre vollständig ausgewachsen. Geschlechtstrieb wurde bei beiden erst im 5<sup>ten</sup> Jahre beobachtet.

Im 6<sup>ten</sup> Jahre besprang der Hengst gerne alle ihm zugeführten Pferde — und Eselsstuten. Am 23 April 1906 warf die Originalstute ihr erstes Fohlen, das aber schon, in Folge einer Erkältung am 7 Mai starb. In den beiden nächsten Jahren brachte sie je ein Stutfohlen zur Welt die auch gross wurden.

Am 2 Februar 1910 ging sie (hochtragend von einen Halbbluthengst) an Blutvergiftung in Folge eines Stiches mit einer Mistgabel ein, nachdem am 15 Sept 1908 der zugehörige Hengst aus demselben Grunde hatte getötet werden müssen.

Der Hengst deckte 15 mal unter Kontrolle:

11 mal Eselinnen ohne Erfolg.

2 „ eine braune Mongolenstute ohne Erfolg.

2 „ die gelbe Mongolenstute, mit welcher er ein sehr schönes Hengstfohlen brachte, mit dem nach seinen Tode die Zucht fortgeführt wurde.

Alle 3 reinblütigen Nachkommen der Wildpferden waren ♀. Eins starb, wie erwähnt, 14 Tage alt. Die anderen, geboren resp. 8. 5. 07 und 5. 9. 08 entwickelten sich sehr gut. Das jüngere ergab mit ihrem Halbblutbruder (Mongole ♀ *Przewalskii* ♂) 2 ♂ und 2 ♀ Nachkommen.

Sie lebte, bei meinem (L's) Besuch an Halle in Dec. 1921 noch, war also damals 13 Jahre alt, sah sehr gut aus und liess sich gerne den Kopf streicheln. Zu irgend einer Arbeit, ziehen oder reiten, war sie aber ueberhaupt nicht zu bringen.

Aus der andern Stute gelang es nicht mit diesem Hengste nachkommen zu erziehen, sie wurde dann dem *Przewalski*-hengst des Berliner Zoologischen Gartens zugeführt und starb auf der Reise.

Die Mongolenstuten, die mit dem Wildpferdhengste gekreuzt wurden, gehören der Altai-rasse an die halb-domesticirt ist; sie laufen frei herum und werden zum Gebrauch mit dem Lasso eingefangen. Sie taugen nur zum Last tragen, leisten darin aber erstaunliches. In Grösse und Form unterscheiden sie sich kaum von den Wildpferden, scharf aber von diesen durch die kräftige, herabhängende lange Mähne mit Stirnschopf. Die Mongolen sind einfärbig und zwar kommen falbe, schwarze und braune vor. Füchse sind nicht beobachtet. Gelegentlich kann man auch kleine Flecke am Kopf bemerken.

#### *Beschreibung der lebenden Kreuzungsprodukte.*

N°. 1. *Hengst* (Mongole ♀ × Wildpferd ♂), geboren 11. 2—06. *Bösartig* (Erbteil seiner Mutter; der Wildpferdhengst war nicht böseartig) *Schwanz* in Form und Farbe wie die des Wildpferdes. *Stirnschopf* (der dem Wildpferde fehlt) vorhanden. In Bezug auf Wachstum und Gestalt des Haares nimmt das Tier eine intermediäre Stellung ein zwischen Vater und Mutter. Viel früher geschlechtsreif als der Vater; er deckte schon mit 3 Jahren.

Braune Mongolenstute × diesem F<sub>1</sub> Hengst: F<sub>1</sub> Fohlen 10. 4. 1910. Wildpferdstute (seine Mutter) × diesem F<sub>1</sub> Hengst: nicht angenommen. Wildpferdstute n° 3 (seine Halbschwester) × diesem F<sub>1</sub> Hengst: 8 × gedeckt, 2 × schwanger; erste Fohlen starb nach 2 Wochen, das 2<sup>de</sup> Mal verfohlte sie.

Wildpferdstute (andere Halbschwester × diesem F<sub>1</sub> Hengst: 11 × gedeckt; Resultat: 2 Stuten und 2 Hengste, 1 mal verfohlt.

F<sub>1</sub> Wildpferdstute × Mongole (seine Tochter n°. 4) × diesem F<sub>1</sub> Hengst: 20 × gedeckt, 2 Fohlen die einige Tagen nach der Geburt eingingen.

6 verschiedene Eselinnen × diesem F<sub>1</sub> Hengst: 34 × gedeckt (nur 2 Eselinnen namen auf): 3 lebende Nachkommen, von denen 1 nach 24 Stunden starb.

Mauleseltochter × diesem F<sub>1</sub> Hengst: kein Resultat.

Aus diesen Resultaten schliesst der Autor: „Abgesehen von den Eselstuten, waren seine Befruchtungsergebnisse nicht schlecht zu nennen. Die geringe Lebensfähigkeit eines Teils der Produkte hängt mit der engen Inzucht zusammen“. Letztere Bemerkung ist, in Bezug auf einem F<sub>1</sub> Tiere aus einer „Species“-kreuzung, wohl weniger angebracht.

Aus den Kreuzungen ist, z. T. auch weil die Wildpferde und die Mongolenpferde in so vielen Merkmalen uebereinstimmen, wenig zu folgern.

*Dominant sind:*

1. Der Character des Wildpferdes: Scheuheit und Unbändigkeit.
2. Die Schwanzform des Wildpferdes.
3. Die Mähne (hängend) und die Stirnlocke (beim Wildpferd fehlend) des Mongolenpferdes.
4. Die helle Farbe des Jugendkleides vom Wildpferde. Wildpferdstute n°. 7 × F<sub>1</sub> hengst mongole × Wildpferd gab nämlich ein bei der Geburt fast weisses Fohlen das später hell gelblich wurde und dieselbe helle Farbe hatten die von diesem F<sub>1</sub> hengst bei Eselinnen erweckte Fohlen, während alle uebrigen in Halle gezogenen Maulesel, welche von Hauspferden abstammen, im allgemeinen ein grau dunkelbraunes Haar aufweisen.

Bei den Mauleseln mit Wildpferdblut treten Schulter- und Beinstreifen öfters besonders gut ausgebildet auf.

Das Resultat von Messungen an Wildpferden und zahmen Rassen giebt der Autor mit folgenden Worten wieder: „Die vorstehende Vergleichung der Relativzahlen von Ponys und Wildpferden ergibt einen Beweis gegen die Behauptung NOACK's dass *Equus Przewalskii* der Ahn der Ponys oder selbst ein verwilderter Pony sei.

Der Character der Wildrasse kommt beim *Equus Przewalskii* gut zum Ausdruck dadurch dass sich seine Relativzahlen mit

keinem unserer, mehr oder minder auf einseitige Leistung gezüchteten, Hauspferdschlägen in Deckung bringen lassen, sondern sich in den einzelnen Maassen in den weitesten Grenzen vom englischen Vollblut bis zum Belgier bewegen."

Von sonstigen Kreuzungen erwähnt der Autor, dass bei FALZ-FEIN in Askasa nova eine Wildpferd-mischlingsstute (wahrscheinlich Wildpferd  $\times$  Mongolischem Hauspferde) mit einem Vollbluthengst gekreuzt wurde. Es ist dies die einzige bekante Kreuzung bei welchem das Vätertier kein Wildpferdblut in sich hatte; bis zu einer gewissen Grenze ist also diese Kreuzung die reciproke der hallenser Kreuzungen. Nun ist es eigenthümlich, dass während bei den hallenser Kreuzungen die Form des Wildpferdes dominierte, der des englischen Vollbluts so stark dominierte dass ein Einfluss von Wildpferdblut von seiten der Mutter sich kaum feststellen liess. Leider war die Mutter aber kein reines Wildpferd sondern ein Bastard mit dem Hauspferde, so dass der Autor das abweichende Resultat wohl mit recht eben dieser Bastardnatur der Mutter, und nicht einer wirklichen Differenz zwischen reciproken Kreuzungsproducten von Wildpferd und Hauspferd zuschreibt.

Wie wenig wir noch von den Resultaten mit Wildpferdkreuzungen wissen geht am besten hervor aus den Kreuzungen HAGENBECK'S, wobei eine Islandische Ponystute und eine Faröer Ponystute mit einem Wildpferdhengste gekreuzt wurden. „In Gegensatz zu den hallenser Kreuzungen haben diese  $F_1$  tiere Stehmahnen behalten — die Mütter hatten Hängemahnen — während bei den Tieren des Tierzuchtinstituts jede Beimischung von Hauspferdblut die Mähne zum umfallen brachte.

Aus der Untersuchung des Skelettes des *Equus Przewalskii* sei nur mitgeteilt, dass dieses nicht — wie SALENSKY für diese Art und für den Tarpan behauptet — nur 5 Lendenwirbel, sondern ebenso wie die Mongolenpferde, 6 Lendenwirbel hat.

Zum Schlusse sei bemerkt, dass auch der Duke of Bedford Kreuzungsversuche angestellt haben soll; es wäre sehr zu wünschen dass dieser seine Resultate bekannt gäbe.

- A. Brummelbaum. Bastarde von Pferdehengsten bzw. Zebrahengst und Eselstuten im Haustiergarten zu HALLE. Inaug. Diss. HALLE (Ms) 1921 mit 25 Photographien und vielen Tabellen.

Eine der Zwecke der Arbeit war die Unterlage zu einem Vergleich des *Maulesels* und dem *Maultier* zu gewinnen, um dadurch die Streitfrage ob die reciprote Kreuzungsproducte von Pferd und Esel gleich sind oder nicht, ihrer Lösung näher zu bringen. Vorläufig scheint hinsichtlich der Pferde-Eselkreuzungen die Ansicht vor zu herrschen, dass die reciproken Kreuzungen nicht gleich sind, wenigstens glaubt der Autor in der neuesten Abhandlung ueber Maultiere und Maulesel von Dr. MÜLLER (Arb- der Deutschen Gesellsch. für Züchtungskunde Bd 5) diesen Standpunkt vertreten zu sehen. Dementgegen steht die Ansicht von v. NATHUSIUS, die aus PLATE'S Vererbungslehre ersichtlich ist, wo PLATE sagt:

„Prof. v. NATHUSIUS machte mich an der Hand der im Haustiergarten der Universität Halle befindlichen (ungefähr 8) Exemplare (solcher Bastarde) darauf aufmerksam, dass ein scharfer Unterschied zwischen beiden Bastarden nicht fest zu stellen ist, wenn mehrere Tiere verglichen werden; die reciproken Kreuzungen sind gleich“.

HENSELER (Zeitschr. f. Gestützkunde Heft 1. 15 Jahrg) schildert die näheren Umstände auf die diese Stelle bei PLATE zurück zu führen ist, sehr treffend. Sein Bericht sei deshalb wörtlich angeführt:

„Es handelt sich um die Frage ob ein Unterschied zwischen Maulesel und Maultier, vor allem im Ausdruck des Kopfes und ueberhaupt in der Gestalt bestünde. Ein Maulesel soll, wie oft behauptet wird, mehr pferdeähnlich, ein Maultier mehr eselähnlich, also beide dem Vater nach gestaltet sein, dessen grössere Durchschlagskraft damit erwiesen wäre. PLATE-JENA nam einen Unterschied an und besuchte den Haustiergarten Halle um sich von seiner Annahme zu ueberzeugen. Maulesel und Maultiere wurden nebeneinander vorgestellt (und durch einander getrieben). Selbstverständlich sollten die Ohren des Maultiers länger sein. Das schien auch so. Ich griff aber sofort zum Messband und siehe da: umgekehrt waren, wenn auch nur in ganz geringem Maasse, die Ohren des Maulesels länger! Es lag hier eine optische Täuschung vor.

Wir trieben dann die Bastarde durcheinander, selbstverständlich — so meinte unser Gast — war das Maultier von weitem kenntlich, aber ebenso selbstverständlich hatte er bei näherem Zusehen sich geirrt. Und selbst der scharfsinnige Einwand, wir Hallenser (Prof. SIMON von NATHUSIUS war auch dabei) könnten



doch ohne weiteres die Bastarde unterscheiden und müssten also die Unterschiede herausfühlen, brachte uns nicht von der Ueberzeugung ab, dass typische Unterschiede nicht vorhanden sind, denn wir, die täglich mit den Tieren umgingen, konnten auch nur die einzelnen Tieren aber nicht die Bastarde „an und für sich“ unterscheiden.“

BRUMMELBAUM sagt: „Meine Beobachtungen können ebenfalls nur die Ansicht stützen, dass die reziproken Kreuzungen von Pferd und Esel gleich sind. *Die von der Gegenseite beobachteten angeblichen Unterschiede sind auf das zur Zucht verwendete Elternmaterial zurück zu führen.* Die Maultiere, die wir heutzutage so zahlreich zu Gesicht bekommen, sind durchweg von sehr grossen Eselhengsten und Kaltblütern gezüchtet.

Die reziproken Produkte, die Maulesel, stammen, wenigstens hier in Halle, aus der Kreuzung van kleinen Eselstuten mit Ponys oder Ponyähnlichen Pferden. Dass man bei der so erheblich verschiedenen Grösse der Producte, zur Feststellung von vermeintlichen Unterschiede verleidet worden ist, erscheint erklärlich.

Das Material von Mauleseln wurde erhalten durch Kreuzung van Eselstuten, sämtlich aus der Wirtschaft Christinenhof bei SORGAU in Schlesien, wo zur Milchproduction Esel gezüchtet wurden mit den folgenden Pferdehengsten:

- a. Sturm (Pony) aus Lippe.
- b. Shetlandpony aus dem Zool. Garten Dresden.
- c. Gallicischer Porzellanscheck (Tigerscheck).
- d. Ostpreussischer Hengst, auf dem hallischen Markt gekauft.
- e. F<sub>1</sub> Mongolenstute ♀ × Wildpferd (jetzt noch vorhanden).
- f. Zebrahengst von HAGENBECK geliehen.

Die Eselinnen sträubten sich nie gegen die Deckung. Der in Lippe angekaufte Pferdehengst Sturm war immer zur Deckung bereit, vermutlich in Folge des Umstandes, dass er, bevor er nach Halle kam, immer mit Eseln zusammen gelebt hatte. Die anderen Hengste zeigten eine gewisse Abneigung und es dauerte manchmal Stunden, bis der Deckakt vor sich ging. Oft war man sogar gezwungen die Tiere einige Tage zusammen zu sperren um die Begattung zu erreichen. Die grösste Abneigung zeigte der Zebrahengst, der 1<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Jahre nicht dazu zu bringen gewesen sein soll, eine Eselstute zu bespringen.“

Die Bastarde zeigten einen normalen Geschlechtstrieb. Die Mauleselstuten waren zu der Begattung durch Esel-, Pferde- und Mauleselhengsten gerne bereit. Im allgemeinen waren auch die Mauleselhengsten nicht wählerisch. Interessant ist die Beobachtung, die der Administrator der zum Institut gehörenden Domäne Lettin, GOTTSCHLING, berichtet, der den Mauleselhengst n°. 2 als Probierhengst für seine Pferdestuten benutzen wollte. Infolge der Abneigung des Hengstes gegen Pferdestuten sei dies nicht möglich gewesen. Auf Esel- und Mauleselstuten dagegen sei der Hengst geradezu toll. Dieselbe Beobachtung hat der Autor bei dem Hengst n°. 4 gemacht.

Bezüglich der Fruchtbarkeit waren von 196 Sprüngen (Eselstute  $\times$  Pferdehengst) 10; von 25 Sprüngen (Eselstute  $\times$  Zebrahengst) 3 erfolgreich, also resp. 5, 1 und 12  $\frac{0}{10}$ .

Wahrscheinlich ist die geringe Fruchtbarkeit auf den verhältnissmässig kurzen Penis des Pferdes und die verhältnissmässig tief liegender Gebärmutter der Eselin zurück zu führen (man denke nur an die Möglichkeit saurer Reaction der Scheide durch Harn).

Die reciproke Kreuzung geschieht deswegen öfters leichter; so deckte der in Celle aufgestellte Eselhengst „Bileam“ im Jahre 1910 65 Pferdestuten von denen 20 und 1911 54 Pferdestuten, von denen 31 tragend wurden.

Sämtliche Versuche die Bastarde unter sich oder mit einer der beiden Elternarten erfolgreich zu paaren, sind ohne Erfolg geblieben. Für männliche Maulesel hat POLL die Unfruchtbarkeit nachgewiesen, während an weiblichen Tieren entsprechende Untersuchungen nicht stattgefunden haben.

Fruchtbare ♀ Maultiere erwähnen EWART (nach Lang) und WALDOW v. WAHL (Fruchtbare Maultiere Jahrb. f. wiss. und prakt. Tierzucht 2 Jahrg. 1907).

Die kurze Behaarung der Hengste war in allen Fällen gegenüber die lang und zottig behaarten zur Verwendung gekommenen Eselstuten dominant. Dabei ist aber das Haar wesentlich straffer und dicker als das Pferdehaar.

Die Haarfarbe der Hauspferd-Eselkreuzungen ist einfarbig braun; die der Wildpferd  $\times$  Mongole-Eselkreuzungen gelb bis braun und die der Zebra-Eselkreuzungen aschgrau bis schmutzigbraun mit weitgehender Streifung, jedoch (wie auch schon von EWART beschrieben) von einem andern Patron wie der des Zebra's.

Auffallend ist, dass die 4 Produkte, die der Galizische Tigerscheckhengst mit homozygotisch nichtscheckigen Eselstuten gebracht hat, alle einfarbig braun waren. Nach WALTHER, der eine Dominanz der Scheckung auch bei Artkreuzungen annimmt und mit Zahlen aus der Maultierzucht belegt, hatte man bei heterozygoter Veranlagung des Gallizischen getigerten Hengstes auf 2 gescheckte bzw. getigerte Producte rechnen können. Vielleicht ist das Resultat aber nur Zufall in folge der geringen Zahl der Nachkommen und war der Scheck doch heterozygotisch Scheck-Nichtscheck.

Als Zeichnungscharactere sind bei den Hauspferd-Eselkreuzungen Aalstrich und Schulterkreuz, bei den Wildpferd  $\times$  Mongole-Eselkreuzungen ausserdem die Beinstreifung und bei den Zebra-Eselkreuzungen eine zebroide Streifung vorhanden. Abzeichen sind bei keinem Tier fest zu stellen, wohl aber tritt bei fast sämtlichen Tieren die, bei den Eselmuttern vorhandene, hellere Abtönung um Maul, Augen, Ganaschen und an der Innenseite der Vorder- und Hinterextremität in Erscheinung. Doch ist zu bemerken, dass diese Abtönung bei den Bastarden lange nicht so deutlich ausgesprochen ist wie bei den Eselmuttern.

Bei unseren sämtlichen Pferdeformen finden sich an vielen Körperstellen Haarwirbel. Bei Eseln, wenigstens bei den in Halle zur Zucht verwendeten, hat der Autor nur einen Haarwirbel und zwar auf dem Nasenrücken festgestellt.

*Die Bastarde zeigen nun dieselbe Haarwirbelverteilung wie das Pferd mit Ausnahme des Wirbels auf dem Nasenrücken.*

Die Haarwirbel sind aber nicht so stark ausgeprägt wie beim Pferde. Ueber die Vererbung der Stellung der Haarwirbel kann nur der Nasenwirbel Aufschluss geben, der ja bei beiden Eltern, aber an verschiedener Stelle vorhanden ist. HAECKER hat diese Verhältnisse beim Maultier untersucht und folgendermaassen zusammengefasst:

„So liegt der Stirnwirbel beim Pferde auf der Höhe der Orbitae, beim Hausesel dagegen auf dem Nasenrücken in der Mitte zwischen den Orbitae und der Schnauze. Bemerkenswert ist, dass in Bezug auf diese Anordnung, ebenso wie hinsichtlich der Haarströme der Brust und Leistengegend, das Maultier eine Mittelstellung einnimmt.“

Diese Auesserung HAECKER's trifft, soweit es die Stellung des Nasenwirbels betrifft, voll und ganz für die Hallenser Maulesel zu.

Besonders ist in unserm Falle hervorzuheben dass der Nasenwirbel des Bastards gegenueber den Eltern seine Stellung verändert, während die uebrigen Haarwirbel beim Bastard genau dieselbe Stellung aufweisen wie beim Pferde.

Der Schweif der Hauspferd-Eselkreuzungen ist seiner ganzen Länge nach behaart, wenn auch der Schwanzwurzel kürzer. Ebenso verhält sich der Schweif des Hengstes n°. 4 (Wildpferd  $\times$  Mongole-Esel); dessen Halbschwester, die Stute n°. 3, bildet insofern eine Ausnahme, als der Schweif bis zur halben Länge der Schwanzrübe kurz behaart ist, und dadurch ein mehr eselartiges Aussehen erhält. Die Verschiedenheit ist wohl auf die Heterozygotie des einen Elters zurückzuführen. Ferner zeigen die Zebra-Eselkreuzungen infolge der für das Zebra typischen Quastenbildung einen an der Wurzel bis etwa zur Hälfte der Rübe kurz behaarten Schwanz.

Der Stirnschopf zeigt bei den Bastarden sämtliche Uebergänge zwischen Pferd (mit Stirnschopf) und Esel (ohne). Die Zebra-esel haben keinen Stirnschopf, was ja erklärlich ist, da beide Eltern auch keinen Stirnschopf aufweisen.

Kastanien sind nur bei den Wildpferd  $\times$  Mongole-Eselkreuzungen vorhanden. Aus den Aufzeichnungen ueber geschlachtete Tiere geht aber hervor dass Andeutungen dieser Gebilde bei einem Tier aus der Kreuzung Hauspferd  $\times$  Esel vorhanden gewesen sind. Die Erklärung bildet wohl die Rassenverschiedenheit der verwendeten Pferden: Pony-hengste haben, wie alle Warmblüter, nur gering ausgebildete Kastanien, Kaltblüter haben gross ausgebildete Kastanien, der Esel hat keine. Dass, das *Maultier* an den Vorderbeinen nur 2 Kastanien, der Maulesel 4 haben soll, ist ein Märchen. Nach der landläufigen Meinung hat das occidentale Pferd 6, das orientalische 5, der Esel immer 5, dass *Maultier* 6 und der *Maulesel* meistens 5 Lendenwirbel. Aus Beobachtungen an 16 Eseln, 7 Pferden, 5 Mauleseln und einem *Maultier*, geht aber hervor, dass dies nicht immer zutrifft. Die Arabische Schimmelstute (orientalischer Rasse) Z. B. hat 6 Lendenwirbel, von den 16 Eseln hatten 3 auch 6 Lendenwirbel, von den 5 Mauleseln zwei 6 Lendenwirbel. Auffallend ist, dass der Mauleselhengst „Hans unter der Hand“ 5 Lendenwirbel hatte, während seine beide Eltern, der Gallicische Scheckhengst und die Eselin n°. 18 deren 6 hatten. Der Esel-

hengst hat beiderseits am Vorderteile der Vorhaut oder des Schlauches sogenannte Schlauchzitzen in ausgeprägter Form. Dem Pferde fehlen diese. Bei den Mauleselhengsten sind sie vorhanden, aber nicht in der gleichen Grösse wie beim Eselhengste.

Sehr interessant sind die Photographiën vom Maulesel „Mieze“ (photo's 9 und 10), geb. 25. 6. 1896 vom Gallicischen Scheckhengst aus der Eselr n°. 18 und vom Maultier „Lotte“, geb. am 12. 6. 1903 vom Eselhengst aus Ostrau aus der Mongolenstute (photo 11 und 12) welche klar zeigen, dass ein Unterschied zwischen den reciproken Kreuzungsproducten nicht existirt.

Aus den vielen Messungen, sind die am Schädel, wobei sehr genau auf den Verschiedenheiten bei den verschiedenen Rassen geachtet wurde, die interessantesten.

Es ist sehr schwer typische Unterschiede zwischen Pferde- und Eselschädel unter Berücksichtigung der „Variabilität“ festzulegen und deshalb muss man in der Beurteilung der erblichen Beeinflussung des Schädelbildes bei den Bastarden ausserordentlich vorsichtig sein. Die Schwierigkeiten werden noch vermehrt durch das *luxurieren, besonders der Schädel der ♂ Bastarde*, was vielleicht bedingt wird durch die nachgewiesene Unfruchtbarkeit dieser Tiere. Viel weniger oder gar nicht luxurieren die Schädel bei den ♀ Mauleseln. Der Autor fasst die Resultate folgendermaassen zusammen:

„Da die an den Schädeln beobachtete Erscheinungen so mannigfaltiger Natur sind, dass ein klares Bild schwer zu gewinnen ist, erscheint es zweckmässig, die wesentlichsten Punkte nochmals kurz zu betonen. Von den 5 Bastarden zeigen 4 ein mehr oder weniger starkes Luxurieren. Der eine nicht luxurierende Schädel weist in manchen Maassen dagegen eine Verkleinerung gegenüber seine Eltern auf. Am stärksten tritt die Wirkung des Luxurierens in der Stirnbreite in die Erscheinung, weniger stark in der Scheitellänge, noch weniger in der Basillarlänge. Infolge dieser Ausbildung erscheinen die 4 Schädel eselähnlich. Der in den absoluten Maassen nicht luxurierende Schädel der Mauleselstute „Jule“ zeigt etwa Mittelstellung.

„In dem Verhältniss vordere Augenlinie zur hintern Augenlinie zeigen der am stärksten luxurierende Schädel „Hans unter der Hand“ und der nicht luxurierende Schädel (Jule) Pferdecharacter,

während die Schädel der 3 anderen Bastarde Mittelstellung mit teilweiser Annäherung an den Eselcharacter einnehmen."

„In Index IV zeigt der nichtluxurierende Bastard Mittelstellung, die uebrigen Bastarde nähern sich dem mütterlichen Verhältniss, ein Bastard geht ueber die Mutterseite hinaus."

„Im Unterkiefer weist das Verhältniss von Länge zur Höhe eine Mittelstellung, gegenueber den Elterntieren auf, die teils der Vaterseite, teils der Mutterseite angenähert ist. Dass der Unterkiefer des Hengstes „Hans unter der Hand" das väterliche Verhältniss in verstärktem Maasse aufweist ist auf das starke Luxurieren der Unterkieferlänge zurück zu führen. Aus der Mittelstellung der Producte in dem Verhältniss der Länge zur Breite des Unterkiefers ist zu schliessen, dass bei der so verschiedenen Ausbildung der Unterkieferlänge eine entsprechende Ausbildung der Breite Hand in Hand gegangen ist."

Wie die bisherigen Feststellungen gezeigt haben, ist es in Folge des Luxurierens der Bastardschädel ganz unmöglich gewesen, irgend eine Gesetzmässigkeit zu finden, die zur Analyse der Vererbungerscheinungen der Bastarde dienen könnte."

„So viel geht aber aus den Untersuchungen doch hervor, dass *eine einseitliche Beeinflussung weder vom Esel noch vom Pferde stattgefunden hat.*"

Dies legt die Vermutung schon nahe, dass es auch in den Schädeln keine typische Unterschiede zwischen Maulesel und Maultiere giebt. Auch diesen Punkt hat der Autor näher untersucht, mit dem Resultate: „Trotz des verhältnissmässig kleinen Materials, welches dem Vergleich zu Grunde liegt, lässt sich doch erkennen dass die Bastarde grundsätzliche Unterschiede nicht aufweisen."

„Um das bisher gesagte klarer erscheinen zu lassen, soll noch dargelegt werden, wie die Stellung der Produkte in den Reihen sich gestalten müsste, wenn eine verschiedenartige erbliche Beeinflussung wirksam wäre. Zu diesem Zweck greife ich die Stelle bei REICHARD heraus, wo er sagt. „In beiden Fällen schlägt der Bastard mehr nach der Mutter aus". Sollte diese Behauptung zutreffen, so müssten, abgesehen von dem Luxurieren, die Maulesel ganz der Eselseite, die Maultiere ganz der Pferdeseite zuneigen. Das Luxurieren hinzugerechnet, müssten die Maulesel mindestens am vordersten Ende der Eselreihe stehen. *Das trifft in keinem Falle zu.*

Entsprechend müssten die Maultiere mehr dem hinteren Ende der Pferdereihe zugeneigt sem. Das Luxurieren könnte im höchsten Falle eine Verschiebung in den vorderen Teil der Pferdereihe bewirken. Jedenfalls würde aber immer ein deutlicher Trennungsstrich zwischen Maultier und Maultier vorhanden sein. *Das ist aber in keiner der 5 Reihen der Fall.* Ausserdem haben ja auch die Untersuchungen an den Schädeln unserer Kreuzungstiere keine Unterlagen geliefert, die auf eine einseitige Beeinflussung hindeuten könnten."

Aus BRUMMELBAUM's Dissertation kann denn auch kein anderer Schluss gezogen worden als dieser: der angebliche Unterschied zwischen Maultier und Maulesel ist ein Märchen. Statt die Bastarde zwischen Pferd und Esel als Maultiere und Maulesel anzudeuten tut man wohl besser sie künftighin *Equasinen* zu nennen.

**H. von Bockelmann** *Untersuchungen an Wolfsbastarden nach Züchtungsversuchen im Haustiergarten zu Halle a/S.* Inaug. Diss. Halle 1920 (Ms.) mit 6 Tafeln und vielen Tabellen.

In den achtziger Jahren wurden von KÜHN in Halle Bastardierungen zwischen Haushund  $\times$  Wolf und Haushund  $\times$  Schackal vorgenommen, mit dem Resultate:

„Jedenfalls ist durch dies Versuchsergebniss erwiesen, dass die Bastarde Schackal und Haushund selbst in engster Blutsverwandtschaft unter sich fortpflanzungsfähig sind." (KÜHN in Heft 3 der Zschr. des Landw. Zentralvereins der Provinz Sachsen 1887).

Ueber die Zuchtversuche mit einer Wölfin wird am 14 Februar 1887 in der Weserzeitung (Bremen) gesagt:

„Durch die Geburt dieser Bastarde ist die vielfach aufgeworfene Frage ob Hund und Wolf Bastarde erzielen können, zur Evidenz erwiesen, und es bleibt nun weiter noch zu untersuchen uebrig, ob auch später bei den Bastarden eine Fortpflanzung möglich ist."

Der Autor weist auf den Umstand hin, dass aus dem Erzielen von Bastarden zwischen Haustieren und wilden Tieren, noch nicht gefolgert werden darf, dass das wilde Tier einer der Stammeltern sei.

„Hausziege und Steinbock z. B. lassen sich paaren, die Bastarde sind auch unbeschränkt fruchtbar, aber trotzdem hat der Steinbock mit der Abstammung der europäischen Hausziege nichts zu tun."

Nach STUDER (Die prähistorischen Hunde in ihrer Beziehung zu

den gegenwärtig lebenden Rassen. Abh. der Schweizer paläontolog. Gesellsch. Vol XXVII 1901) zog HIRZHEIMER im Hallenser Haustiergarten, ein Tier das Blut vom Schackal, Wolf und Haushund enthielt.

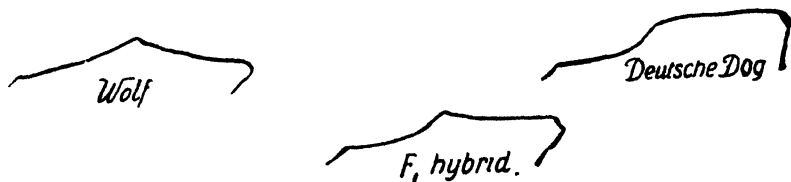
Das noch in Halle vorhandene Material bestand aus 2 Wölfen, 2 Schackalen, 15 Hunden, 12 Schackhalsbastarden und 12 Wolfbastarden.

Vom Wolf  $\times$  Hund sind auch  $F_2$  Tiere vorhanden.

Leider waren die Elterntiere der einzelnen Bastarde nicht mehr zu ermitteln. Es können deshalb nur die Schäferhunde (Kreuzungen mit andern Rassen ergaben kein  $F_2$ ) mit den Wölfen und beide dann mit der  $F_1$  und  $F_2$  Generation verglichen werden. Von Wölfin  $\times$  Deutsche Dogge wurden 5 Jungen erhalten von denen 4 eingegangen sind.

#### *Vergleichung von Hunde- und Wolfsschädel.*

Das einzige Merkmal wodurch, nach STUDER, der Haushundschädel immer von Schädeln wilder Caniden unterschieden werden kann, ist die Stellung der Orbitae, welche den ganzen Habitus des Schädels bestimmt.



Bei den Haushunden erscheint die Schädeldecke emporgewölbt, das hat eine steilere Stellung der Orbitalebene (der ueber die Augenränder gelegenen Fläche) und einen tiefen, zurückgestellten Ansatz der Jochbogen zur Folge. Die Augenränder nähern sich der Kreisform; werden die Schädel senkrecht von oben betrachtet, so ist bei den Haushunden weniger Augenfläche zu sehen als beim Wolf.

*Der Orbitalwinkel* ist also ein gutes Mittel zur Unterscheidung zwischen Hunde- und Wolfsschädel. So hat z.B. eine Deutsche



Dogge einen Orbitalwinkel von  $56^\circ$ , während diese beim Wolf I (mit gleicher Basilarlänge des Schädels) nur  $41^\circ$  betrag.

Die Messungen an den Hallenser Schädeln ergaben :

*Wölfe.*

Wolf I  $41^\circ$

Wolf III  $41^\circ$

Wolf II  $42^\circ$

Wolf IV  $42^\circ$

nach STUDER, beim Wolfe als äussersten :  $40^\circ$  und  $45^\circ$ .

*Hunden.*

Cajanahund  $45^\circ$  (aus Finnland, vielleicht Kreuzungsproduct mit Wolf.)

China Windhund  $46^\circ$

Bulldogge  $47^\circ$

Dogge  $47^\circ$

Bulldogge ♀  $48^\circ$

Jagdhund  $48^\circ$

Schäferhund III  $49^\circ$

Schäferhund I  $50^\circ$

Foxterrier  $51^\circ$

Tschutscherhund  $51^\circ$

Schäferhund II  $52^\circ$

Mops  $52^\circ$

Boxer  $53^\circ$

Dackel  $55^\circ$

Deutsche Dogge  $56^\circ$

Es ist dabei stets zu berücksichtigen dass die Lage der Orbitae durch die Grösse der Hunde beeinflusst wird. Sie ist bei grossen Hunden schräge gerichtet; je kleiner ein Hund ist, um so mehr tritt eine Aufrichtung ein.

RUDOLF SCHAE ME (Eine Studie zur Morphologie des Haushundschädels. Inaug Diss. Metz 1911) kommt zu der Ansicht, dass die Glabella (die Einsattelung vor den Augen) das gemeinsame Merkmal der Haushunde sei".

Damit ist, wenn auch mit anderen Worten, dasselbe gesagt, was auch STUDER behauptet.

Viele Maasse wurden genommen, aber die brauchbarsten blieben der Orbitalwinkel und die Glabella.

P<sup>1</sup> Wolf I—IV 41°—42°

P<sup>2</sup> Schäferhunde I—III 49°—52°

(Wölfe ueberhaupt 40°—45°)

F <sub>1</sub> Bastarde	{	I	51°
		II	45°
		V	44°
		III	43°
		IV	41°

F<sub>2</sub> Bastarde VII 51°

VIII 45°

VI 44°

IX 42°

Die F<sub>1</sub> war also nicht homogen. Zur Erklärung muss angenommen werden, dass die Schäferhunde kein vollkommen geeignetes Material für die Prüfung van Vererbungserscheinungen waren. Erinnert sei daran, dass manche Autoren z. B. SCHADER die Mitwirkung des Wolfes bei der Erzüchtung derjenigen Rassengruppen behaupten, zu der die Schäferhunde gehören. Noch neuerdings soll in der Schäferhundzucht die gelegentliche Verwendung von Wölfen ueblich sein. Dass die Bastarde nicht von einem einzigen Elternpaar abstammen dürfte für die Erklärung der gefundenen Unterschiede nicht belanglos sein.

Im Allgemeinen stehen die F<sub>1</sub> schädel den Wölfen näher als den Hunden, nur Bastard I fällt aus dem Rahmen heraus.

In F<sub>2</sub> fällt Bastard VII in die Variationsgrenzen der Hunde, die anderen drei Tiere in die der Wölfe, eine Spaltung scheint demnach wohl vorzuliegen.

Erneete Untersuchung, van einem einzigen Bastardpaare ausgehend, wäre erwünscht, wichtiger wäre jedoch der Versuch aus Schackal-Wolfbastarden Haushunde zu bekommen.

Resümirend, haben die KÜHN'SCHE Kreuzungsversuche gelehrt zu welchen geringen Resultaten man gelangt, wenn die Kreuzung

nicht nach MENDEL'SCHEN Gesichtspunkten vorgenommen wird. Endlose Mühe und Kosten sind auf Durcheinanderkreuzungen verschiedener Rassen verwendet worden, welche bloss zu einem unentwirrbaren Durcheinander geführt haben. Trotzdem sind einige interessante Tatsachen festgestellt, welche hier in aller Kürze resümiert werden mögen.

### RINDER KREUZUNGEN.

		♀ F <sub>1</sub> tiere	♂ F <sub>1</sub> tiere
Yak ( <i>Bos grunniens</i> )	× Hausrind	fruchtbar	unfruchtbar.
Gayal ( <i>Bibos frontalis</i> )	× „	fruchtbar	Zum Teil fruchtbar z. T. unfruchtbar.
Gaur ( <i>Bos gaurus</i> )	× „	fruchtbar	„ „ „ „ „
Banteng ( <i>Bos sundaicus</i> )	× „	fruchtbar	?
Banteng ( <i>Bos sundaicus</i> )	× „	fruchtbar	?
Banteng ( <i>Bos sundaicus</i> )	× Zebu	fruchtbar	?
Zebu	× Hausrind	fruchtbar	?

Erzielt wurden sonderbare Combinationen, wie Yak × Banteng × Gayal × Hausrind, aus welchen aber hervorgeht dass mehrere „Species“ an der Bildung einer Form Anteil haben können.

### SCHAF- UND ZIEGENKREUZUNGEN.

Muflon (*Ovis musimon*) mit allen Hausschaf-rassen fruchtbar und auch die F<sub>1</sub> tiere alle fruchtbar.

Persisches Wildschaf (*Ovis cycloceros*) mit allen Hausschaf-rassen fruchtbar und auch die F<sub>1</sub> tiere alle fruchtbar.

Steinbock mit der Hausziege fruchtbar und auch die F<sub>1</sub> tiere alle fruchtbar.

### PFERDE-KREUZUNGEN.

		♀ F <sub>1</sub> tiere	♂ F <sub>1</sub> tiere
<i>Equus Przewalskii</i>	× Esel	nicht erhalten	nicht erhalten.
„	× Hauspferd der Mongolen	fruchtbar	fruchtbar.
Hauspferd × Esel und reciprok, geben sterile (einige wenige Ausnahmen sind in der Litteratur vorhanden) Bastarde, welche reciprok nicht verschieden sind. Eine Differenz zwischen Maulesel und Maultier giebt es nicht, man tut also am besten die Bastarde van Pferd und Esel und reciprok künftighin einfach als <i>Equasinen</i> zu bezeichnen.			

## SCHWEINE-KREUZUNGEN.

♀ F<sub>1</sub> tiere. ♂ F<sub>1</sub> tiere.

Bornesisches Wildschwein (*Sus barbatus*) × euro-  
päisches Wildschwein (*Sus scrofa*)

fruchtbar fruchtbar.

## HUNDE-KREUZUNGEN.

♀ F<sub>1</sub> tiere ♂ F<sub>1</sub> tiere.

Wolf (*Canis lupus*) × Haushund (*Canis familiaris*) fruchtbar fruchtbar  
Schackal (*Canis aureus*) × „ „ „ fruchtbar fruchtbar

Bei den Wolfsbastarden sehr wahrscheinlich Spaltung in F<sub>2</sub>.

Zum Schluss mag daraufhin gewiesen werden, dass bei Kreuzungen zumal von sogenannten Species, aber auch sonst, die beiden Eltern zunächst auf deren Chromosomenzahlen untersucht werden mögen, da eine richtige Bewertung der Kreuzungsergebnisse nicht möglich ist, wenn man nicht weiss ob beide mit einander gekreuzten Formen die gleiche oder verschiedene Chromosomenzahl besitzen. Beachtenswert ist noch die Tatsache, dass bei Pferd-Eselkreuzungen die Stellung der Haarwirbel, mit Ausnahme der des Nasenwirbels, ganz der des Pferdes entspricht, während die der Nasenwirbel intermediär ist.

Ursache dieses verschiedenen Verhaltens ist der Umstand dass der Esel, ausser der Nasenwirbel, keine Haarwirbel besitzt, dem Wirkung des „Factors für Haarwirbel“ des Pferdes also nichts entgegenstellt, während im Falle des Nasenwirbels ein „Pferdefactor“ und ein „Eselfactor“ mit einander in Concurrenz treten.

Es dürfte dieses Resultat allgemeinere theoretische Bedeutung haben und wäre darauf auch bei andern Kreuzungen zu achten, zumal bei der, in diesem Falle, leider nicht erhaltbaren F<sub>2</sub> generation.

# ERFELIJKHEIDSONDERZOEKINGEN BIJ BOONEN

door K. TIEBBES en H. N. KOOIMAN.

## VI.

### *Vervolg van de proeven met kievitsboonen.*

In ons vorig artikel, „Analyse eener spontane kruising van de stokkievitsboon”, verschenen in *Genetica* 1921 Deel III pag. 34, vermeldden wij, dat met eenige nummers der daarin besproken serie nog zou worden doorgegaan, teneinde de min of meer hypothetische factorenopstelling voor de Haagsche witte boon en de kievitsboon nader te toetsen. Over de in 1921 met het oog hierop geteelde nummers en de verkregen resultaten, welke door TIEBBES werden bewerkt, volgt hier een kort verslag:

- a. *Lichtroode kleur.* Ik had in de nakomelingschap van n°. 31 in F<sub>3</sub> afsplitsing van lichtrood (Ss bl bl zz) verwacht. Aangezien deze kleur slechts zeer weinig verschilt van gewoon wijnrood heb ik een der lichtst uitziende nummers dezer groep opnieuw uitgezaaid. Van de 10 planten gaven 6 rood-gestreepte, 4 witte zaden. Onder de roodgestreepte waren twee donker wijnroode, de overige vier waren iets lichter. Er is dus splitsing in 2 wijnrood, 4 lichtrood, 4 wit, wat mij, gezien de kleine generatie, voldoende bewijs schijnt om mijn vermoeden bevestigd te achten.
- b. *Paarsgestreept.* Deze nieuwe kleur kan zijn het resultaat van SS Bl Bl zz of SS Bl bl zz: de eerstgenoemde zijn natuurlijk constant, de tweede splitsen in paars en rood-gestreept. De moederplanten moeten volgens de theorie te onderkennen zijn aan de bloemkleur, daar Bl Bl donkerviolette en Bl bl lichtviolet bloemen geeft. Ter controle zaaide ik van de

nakomelingen van het éénige paarsgestreepte nummer 46 het zaad van twee planten uit. Het resultaat was:

N°. Bloem van de moeder-plant.		Zaadhuidstreping bij de nakomelingen.	
174	donkerviolet.	10 planten,	allen paars.
176	lichtviolet.	8 „	waarvan 5 paars, 3 rood.

Ik meen, dat hierdoor mijn opvatting over de factoren S, Bl en Z wederom krachtig gesteund wordt.

In het algemeen was 1921 een bij uitstek gunstig jaar voor de ontwikkeling der boonen, waardoor ik in de gelegenheid was, de kleuren der strepen goed te bepalen, hetwelk in 1920 dikwijls zeer lastig was. Het onderscheid tusschen de elkaar sterk naderende kleuren was nu echter doorgaand zeer voldoende duidelijk en alle controlezaaisels, die ik deed, bevestigden de kleursorteering, die verleden jaar werd opgesteld.

### *Résumé.*

L'été dernier j'ai semé quelques familles de haricots pour contrôler et prouver les hypothèses sur les facteurs S, Bl et Z mentionnées dans notre article sur le croisement spontané du haricot de Prague marbré à rames avec le haricot nain blanc de la Haye.

- La couleur *rouge clair*, supposée dans les descendants du n°. 31 s'est manifestée par la ségrégation en 2 rouge lie de vin, 4 rouge clair, 4 blancs dans la descendance d'une des plantes supposées rouge clair de ce numéro.
- La couleur nouvelle „*violette*” des stries de la graine correspond avec la formule factorielle SS zz combinée avec Bl Bl ou Bl bl, la dernière combinaison ayant — suivant mon hypothèse — des fleurs d'une couleur plus claire que la première. J'ai semé les graines de deux descendants du n°. 46, le seul où la couleur violette s'était montrée. Voici le résultat:

N°. Fleurs de la plante-mère:		Stries des graines des descendants.	
174	violet foncé.	10 plantes,	toutes violettes.
176	violet clair.	8 plantes,	dont 5 violettes, 3 rouges.

Ce qui confirme mon hypothèse d'une manière suffisante.

HUIZEN, December 1921.

## CUCURBITA-STRIJDVRAGEN

door C. en A. L. HAGEDOORN.

Wat volgt is een antwoord op een kritiek, die door LOTSY in September 1919 werd geschreven, ruim twee jaren geleden. We mogen dus wel even vertellen, waarom ons antwoord zoo lang in de pen bleef. In de eerste plaats was de oorzaak hiervan wel, dat het verschijnen van het tijdschrift „Genetica” en het artikel van LOTSY, zoo ver van huis als in Californië niet zulke evenementen waren als dat ongetwijfeld in het vaderland het geval was. Uit voorloopige besprekingen, vóór we uit Holland vertrokken, wisten we wel, dat de verschijning van een dergelijk tijdschrift te wachten was, maar toen een proefnummer of prospectus uitbleef, meenden we, dat een Nederlandsch Genetisch tijdschrift altijd nog tot de vrome wenschen behoorde. In dit land is het de usance in wetenschappelijke kringen om iemand, wiens werk men kritiseert, een afdruk van de kritiek te zenden. In ons geval bemerkten we voor het eerst het bestaan van het tijdschrift, (en van LOTSY's kritiek) uit een stukje van een blad zij achterop een overdruk van TJEBBES' artikel over Boonen. Dat ontvingen we in 1920. Vóór we toen wisten, wat de naam en de uitgever van het tijdschrift waren, en vóór we het complete artikel hadden, ging er heel wat tijd heen.<sup>1)</sup>

Ons artikeltje in *Teysmannia* was geheel bedoeld als een voorloopige mededeeling, een populair artikeltje. Een volledige publicatie van ons werk met *Cucurbita* moest om verschillende redenen wachten, waaronder deze, dat de afdrukken van de bladeren ergens in Holland in een koffer waren opgeborgen. Die afdrukken zijn nu opgezocht en een van ons heeft ze meegebracht, zoodat we ook den blad vorm van onze vormen, de bastaarden en hun

---

1) Het blijkt achteraf, dat DR. LOTSY ons wel overdrukken toezond, naar Batavia, maar dat deze ons niet hebben bereikt.

nakomelingen kunnen nagaan. Een volledige publicatie is zoowat klaar. Nu kunnen we ook even op LOTSY's kritiek antwoorden, een grootere publicatie komt waarschijnlijk niet uit, voor we weer in Europa terug zijn. Op p. 515 van LOTSY's artikel lezen we, dat het der redactie hoogst aangenaam zou zijn, nadere mededeeling omtrent ons werk te ontvangen. Het ware te wenschen geweest, dat de redactie een stap verder was gegaan, en ons van dat verzoek om mededeelingen kennis had gegeven!

Een volledig antwoord op LOTSY's kritiek kan niet in kort bestek worden gegeven, een meer gedetailleerde beschrijving van ons werk bevestigt van zelf onze conclusies. Hier willen we in hoofdzaak de vraag bespreken, of onze techniek van isolatie al dan niet voldoende is.

In het eerste jaar hadden we onze planten over den grond liggen, op zware natte klei in Verrières. Het spreekt van zelf, dat we eerst papieren zakjes probeerden. In die natte zomer hadden we echter geen succes met zakjes, alle ingesloten bloemen rotten. Om die reden werkten we de looddraadmethode uit.<sup>1</sup> Totdat men de vereischte handigheid krijgt in het dichtbinden van bloemen is deze methode misschien moeilijker dan zakjes, maar na eenige oefening is zij veel vlugger en minstens even zeker. Hoofdzaak is, dat het looddraad heel zacht is en niet te dun, en wordt aangelegd dicht genoeg bij het vruchtbeginsel om de kroon daar te omvatten, waar die geheel is gesloten. Het spreekt van zelf, dat wanneer men de draad te ver naar de punt legt, er in elken hoek tusschen twee kroonslippen een opening blijft. Verder moet de draad worden aangelegd op het juiste oogenblik, niet voor dat de knop gekleurd is. Wordt de draad te vroeg aangelegd, of te stijf, dan kan de kroon scheuren. Onze techniek was kortweg deze. Elke middag zochten we plant voor plant af naar kleurende knoppen. Twee onderzoekers, soms drie, volgden elkaar, en weldra kregen we zulk een ervaring in het vinden van knoppen, dat er nooit meer een ontsnapte. De planten stonden op drie meter onderlingen afstand. Met het schema in de hand werkten wij elke plant af. Vrouwelijke bloemen werden dichtgebonden, en voor zoover

1) CUMMINGS, (Maine Agr. Exp. Stat) gebruikte deze methode het eerst, ook al omdat hij de ervaring had dat de stempels in zakjes rotten.



ze niet voor bestuiving bestemd waren, met een kraal gemerkt. Manlijke bloemen, waar noodig voor kruising, werden ook dichtgebonden, en alle andere knoppen werden afgeplukt. Op de planten, van welke we geen stuifmeel noodig hadden, werden de manlijke knoppen al op een jong stadium afgeplukt.

Open manlijke bloemen kwamen op het veld niet voor, zoolang we werkten aan kruisingen en aan pogingen, om parthenogenetisch zaad te krijgen.

Des morgens werd een ronde gemaakt om de dichtgebonden bloemen te inspecteeren en de kruisingen uit te voeren. Elke dichtgebonden vrouwelijke bloem werd dan geïnspecteerd, en alle verdachten, die een scheurtje vertoonden of er gekneusd uitzagen, werden weggeplukt. Gemerkte bloemen met verwelkte kroon, die dus twee of drie dagen te voren waren gesloten, werden bij die gelegenheid ook nagezien. Heel dikwijls, in het begin bijna dagelijks, werden stempels uit dichtgebonden bloemen onder de loupe en onder een zwakke vergrooting van het microscoop op stuifmeelkorrels afgezocht. In geen enkel geval werd in een gave bloem stuifmeel gevonden. Er was trouwens ook geen stuifmeel disponibel in de buurt der bloemen. Voor het merken der vruchten gebruikten we steeds glazen kralen, en we kunnen die methode bijzonder recommandeeren. Elke kruising kreeg een combinatie van kleuren in het tuinboek, en de kralen werden met een wijde looddraadlus om de vruchtsteel gelegd.

We geven toe, dat de methode van het dichtbinden van bloemen met zorgvuldigheid moet worden toegepast. Maar dat zelfde geldt voor alle methoden. Men kan ook bij het gebruik van zakjes slordig werken.

Dr. LOTSY (p. 530) vond meermalen bijen in met looddraad toegebonden bloemen. Wij vonden eenmaal een nest jonge muizen in een papieren zak op een maisplant bij een zaadfirma. Ook bij katoen wordt de looddraadmethode veel toegepast, en we zijn overtuigd, dat de Genetici die met katoen werken, de methode wel zóó machtig zijn dat ze geen bijen meer vinden.

In ons geval was werken met zakjes uitgesloten. Trouwens, in het geval dat we met zakjes hadden gewerkt, zou men ons even goed hebben kunnen tegenwerpen, dat we misschien insecten in onze zakjes hadden gehad. Is het mogelijk om het bewijs te brengen

dat, als onze dichtgebonden bloemen, vrucht en zaad gaven, dit niet een gevolg was van bestuiving? We hebben de volgende bewijzen:

I. Uit dichtgebonden bloemen van de soorten, zooals we ze uit Duitschland ontvingen, kregen we *nooit* zaad. In het geheel probeerden we op vier soorten „peren” vier en twintig bloemen.

Op Crookneck zes bloemen.

Op Roode Turkenbund zeven bloemen.

Op Mirakel ohne Schale negen bloemen.

Op Vegetable marrow drie bloemen.

Op Heart of Gold een bloem.

Op Scharlaken Meloenkalebas zeven bloemen.

Op Witte Meloenkalebas vier bloemen.

Op Cococelle twee bloemen

Op Courgeron de Genève zes bloemen.

Op Gele bush zes bloemen.

Op Witte bush dertien bloemen.

Op Cuc. melanosperma zeventien bloemen.

Uit die honderd en vijf dichtgebonden bloemen op dertien soorten kregen we in het geheel drie vruchten, allen geheel loos, zonder zaad, en wel telkens één vrucht op Witte Meloenkalebas, Cococelle en Courgeron de Genève. Later, toen we genoeg gezette vruchten hadden en de planten aan hun lot over lieten, zetten overal alle planten rijkelijk vrucht. Uit deze cijfers blijkt duidelijk, dat onze techniek goed genoeg was, om stuifmeel uit te sluiten. Zooals men ziet, dekken onze resultaten en die van LOTSY elkaar in zoo verre, dat hij noch wij uit onbestoven bloemen van niet-bastaarden zaad kregen. Alleen gingen wij verder, en onderzochten bastaarden, waar we wel parthenogenetisch zaad kregen. Uit LOTSY's artikel blijkt niet, of hij getracht heeft, zaad te krijgen uit ingesloten vr. bloemen op *bastaarden*.

II. Toen we bloemen op bastaardplanten dichtbonden, kregen we of niets, of geheel loos zaad, of een vrucht *vol goed zaad*. In geen enkel geval verkregen we een vrucht met *enkele* goede zaden, zooals te verwachten zou zijn, als een Thrips een paar stuifmeelkorrels in een bloem zou hebben gebracht, en zooals we zoo vaak vonden bij vrij afbloeiende planten in nat weer.

III. In die gevallen, waar we een nakomelingschap konden

krijgen uit zaad van een onbestoven bloem op een bastaard, kregen we een bastaardsplitsing, die ons de vormen gaf, die we uit de kruising verwachten konden, en niet allerlei vreemde dingen, zooals we uit een ongewenschte vreemdbestuiving zouden hebben gekregen.

Het verwijt, zóó slordig te hebben gewerkt, dat een acciden-  
teele kruising mogelijk was in de door ons geïsoleerde bloemen,  
moeten we van de hand wijzen. Dat LOTSY bijen in *zijn* bloemen  
vond, kan moeilijk *ons* als verwijt treffen. Er blijft dus over:  
parthenogenese of apogamie. En tusschen die twee mogelijkheden  
is de keuze niet moeilijk, gezien de bijzonder sprekende segregatie.

Wat nu betreft ons vierde punt, namelijk dat parthenoëtisch  
ontstane planten theoretisch homozygoot moeten zijn, geven we  
de mogelijkheid toe, dat wanneer er onder onze afstammelingen  
uit onbestoven kiemcellen van bastaarden homozygote en hetero-  
zygote planten waren, we bij toeval in beide nummers een homo-  
zygoot getroffen zouden hebben.

Waarschijnlijk is dat echter geenszins. Trouwens, buitengewoon  
belangrijk achten we dit vierde punt niet, en al is het niet bewezen,  
het zelfde geldt voor eventueele vijfde en zesde punten, die ook  
zouden volgen uit den parthenogenetischen oorsprong van onze  
planten. Ergens moet een eind komen aan elke serie proeven.  
Met het verkrijgen van een splitsende nakomelingschap uit onbe-  
stoven zaad van bastaarden waren we voldaan. Hoofdzaak was  
het ons, om aan te toonen, dat er een Genetisch criterium bestaat,  
om parthenogenese van apogamie te onderscheiden. Toen Dr. LOTSY  
ons dan ook vroeg, om na ons vertrek naar Java de proeven  
voort te zetten met ons materiaal hebben we niet aan zijn verzoek  
voldaan. Samenwerking tusschen Genetici ver van elkaar is zelden  
gelukkig, en voor ons was het experiment vrijwel afgesloten. Het  
is heel waarschijnlijk, dat wanneer men eenvoudig de proeven  
nadoet met onze soorten en op onze wijze, namelijk door een  
groot aantal bastaarden te maken, en op parthenogenese te onder-  
zoeken, parthenogenese bij kalebassen niet al te moeilijk zal zijn  
aan te toonen.

We moeten protesteeren tegen de uitspraak op p. 531, dat  
parthenogenese bij hoogere planten ten eenenmale onbekend zou  
zijn, en tegelijkertijd de eer van ons wijzen, het eerste geval te

hebben gedemonstreerd. Mrs. HAIGH THOMAS vond een dergelijk geval in tabak. Dit geval bewijst ook nog eens duidelijk, hoe gevaarlijk het is, om uit negatieve eigen resultaten te besluiten op onnauwkeurigheid van eens anders werk. Nadat Mrs. HAIGH THOMAS haar geval had gepubliceerd, gelukte het aan geen onderzoeker om parthenogenese bij tabak te demonstreeren, anders dan juist bij deze lijn van tabak door Mrs. H. T. gebruikt. Heel waarschijnlijk maken kleine verschillen in de omstandigheden, waarin de planten groeien, een groot verschil, en het feit, dat zij haar planten in potten kweekte en de andere onderzoekers in den vollen grond, heeft zeker invloed gehad.

Berkeley, December 1921.

### *Summary.*

This paper is written in answer to Dr. LOTSY's criticism of our work with squashes. Our answer has been delayed mainly because the criticism has not reached us at an earlier date.

Our method of closing buds by means of leadwire, first used by CUMMINGS is fully described in view of the fact that our critic found bees in flowers so closed by himself.

In our work, from 105 closed female flowers, on sixteen pure forms, no seeds were obtained. The only results were three parthenocarpic fruits. Parthenogenetic seed was produced from hybrid plants exclusively.

The fact that no accidental fertilization can be taken into account for our results is proven by :

I. The absence of seeds from closed buds in non-hybrid plants, which plants set seed very freely after they were left to themselves, later in the season.

II. The fact that from unfertilized flowers on hybrid plants either a fruit full of good seed, or a fruit without seed, or nothing was obtained, but that the occurrence of fruits with only a few seeds was not noticed.

III. The segregation in progenies from parthenogenetic seeds, which always fell within the bounds of what could be expected to result from the cross indicated.

## CUCURBITA-STRIJDVRAGEN

door J. P. LOTSY.

In mijn artikel, onder bovenstaanden titel, vroeger door mij in *Genetica* gepubliceerd, gaf ik een mogelijke bron van proeffouten aan. De Heer en Mevrouw HAGEDOORN meenen zoo voorzichtig te hebben gewerkt, dat zij iedere mogelijkheid van die fouten-bron ontkennen. Hierover te polemiseeren heeft natuurlijk geen nut.

De vraag of de „parthenogenetische” planten der HAGEDOORNS, werkelijk haploid waren, is m. i. echter slechts door een cytologisch onderzoek op te lossen. Bedraagt het aantal chromosomen in de somatische cellen der door bevruchting verkregen *Cucurbita*'s  $2n$ , dan moet dat der parthenogenetische  $n$  bedragen. Vóór het bewijs geleverd is, dat dit werkelijk het geval is, ben ik — tot mijn spijt — meer geneigd aan een proeffout dan aan parthenogenese te blijven gelooven.

### *Summary.*

In answer to the above statement of Dr. and Mrs. HAGEDOORN, the author regrets to be unable to accept the existence of parthenogenetic *Cucurbita*-plants, before cytological investigation has shown that the somatic chromosome-number of the plants, the parthenogenetic origin of which is assumed, is haploid.

**FRANCIS GALTON.**  
1822 — 16 Février — 1922.  
par M. J. SIRKS.

En Angleterre l'aristocratie campagnarde a de quoi être fier de ses membres, qui ont bien mérité des sciences biologiques. Plusieurs de ces gentilhommes-là prenaient une part active à la vie animée, qui faisait de la British Association, de la Royal Society, de la Linnean Society et d'autres sociétés scientifiques, les foyers où l'échange d'opinion et d'idées favorisait le développement des recherches biologiques dans les directions les plus divergentes. DARWIN et son cercle d'adhérents, HUXLEY, HOOKER, WALLACE, SPENCER, touchaient là leurs opinions à celles des autres. Des idées ingénieuses d'un moment, aussi bien que les résultats de laborieuses recherches et de patientes observations continuées durant des années, furent jugées dans leurs réunions par les membres de ces clubs avec la plus profonde attention et avec le plus grand intérêt. Parfois ils les condamnaient, de temps à autre ils les acceptaient avec enthousiasme. Très souvent aussi des réunions ou des diners plus intimes favorisaient par un contact étroit des invités, le développement des idées les plus avancées.



Dans cette sphère de vie intellectuelle animée et excitante FRANCIS GALTON occupait une place importante. Pendant de longues années il remplissait les différentes fonctions comme membre

FRANCIS GALTON.  
(1822—1911.)

du bureau de la British Association et l'influence qu'il exerçait là sur les autres membres de la société fut certainement aussi grande que l'influence que lui-même en subit à son tour. Il y était prédisposé par son origine. Il héritait de ses deux parents et du côté maternel encore plus que de la famille paternelle, l'amour et l'intérêt pour la nature et ses problèmes. Les GALTON avaient des dispositions pour la technique surtout. Le grandpère GALTON, étant un des premiers dans la grande industrie, son père ayant une fonction financière, où il profitait de son penchant pour la statistique. L'autre grandpère de Francis fut ERASMUS DARWIN, philosophe aimant surtout la nature, auteur de „Zoonomia or the laws of organic life” et de „Phytologica or the philosophy of agriculture and gardening”. Ainsi le jeune GALTON fut un cousin germain de CHARLES DARWIN. Sous d'autres égards encore Francis était privilégié. La famille était riche et bien que physiquement pas robuste, absolument bien portante, de sorte que presque tous ses grandparents, parents, frères et soeurs [ont atteint l'âge de soixante-dix ans; très souvent même ils ne mouraient qu'à quatre-vingts ou à quatre-vingtdix ans. Et GALTON a prouvé mériter ces privilèges.

Il passa sa jeunesse dans de différentes écoles; à seize ans il entra comme élève dans l'hôpital de Birmingham, où il apprit à connaître de près la pratique de la médecine; ensuite il passa au Kings College, puis au Trinity College à Cambridge. Là son intérêt passa de la médecine aux mathématiques, il y obtint aussi des grades. Il acheva ses études de médecine en faisant un stage à l'hôpital de Saint-Georges à Londres. La mort de son père mit terme à ses années d'adolescent; dès lors il fut un homme indépendant. Il interrompit ses études en faisant un voyage au continent (Giessen, Vienne, le long du Danube, par voie de terre jusqu'à la mer Noire, Constantinople, Smyrne, Athènes, Triëst, Vénise, Milan). De cette manière il avait appris à connaître la valeur et le charme des voyages. Aussi il résolut de profiter de sa liberté et d'aller voyager plus souvent. En premier lieu en Égypte et au Soudan: des voyages à dos de chameau et en bateau; ensuite il prit sa route vers Jérusalem: une route pleine d'aventures et de difficultés, de maladies et de dangers, de sorte qu'il avait enfin besoin d'une période de repos à la campagne anglaise. Ce repos,

ce fut pour lui une suite non interrompue de chasses et d'excursions en Angleterre ; tout en prenant une active part à la Society life à Londres, et en s'exerçant à la pratique de la vie d'un gentilhomme campagnard. Son esprit entreprenant lui fit participer à une excursion en ballon. Il lui fut impossible de se tenir en repos.

A cette époque de repos succède un second voyage de plus longue durée (1850); cette fois dirigé vers le Sud-Ouest africain, à commencer par Capetown, puis au Walfishbay et de là pénétrant dans l'intérieur du continent africain vers les tribus des Namaqua, des Damara et des Bochimans. C'est ici qu'il tira profit de ses qualités de chasseur. Comparé à ces voyages-ci celui fait le long du Nil n'était qu'une excursion bien banale. Cette croisade dans des régions africaines rarement visitées et peu connues fut une expédition explorative, qui exigeait tout de l'audace et de la ténacité du voyageur. D'un étudiant entreprenant une excursion d'amateur un peu audacieuse, GALTON était maintenant devenu un explorateur dont l'effort ne visait pas seulement le plaisir, mais aussi des résultats scientifiques. Il sut réunir nombre de détails inconnus jusqu'alors sur les populations des régions visitées, des tribus extrêmement remarquables au point de vue anthropologique, par leurs mutuels rapports complexes, par les liens de parenté entre ces divers tribus.

Rentré chez lui, cette exploration valut à GALTON directement une place d'honneur parmi les géographes. Son livre intitulé : „Tropical South Africa”, fut pour quelque chose et son manuel de voyage : „Art of Travel” a servi de guide à maint explorateur africain. C'est dans ce livre surtout que saute aux yeux sa grande connaissance technique : il savait se tirer d'affaire avec très peu d'instruments et ce fut son ingéniosité qui lui fit trouver mainte petite perfectionnement aux instruments d'orientation déjà existants, perfectionnements qu'on n'apprécie suffisamment qu'aux vastes étendues inhabitées du continent africain. Ses mérites dans le domaine de la géographie furent bientôt généralement reconnus. Il reçut nombre de distinctions, e. a. la médaille en or de la Royal geographical society, la médaille en argent de la Société française géographique, et il fut élu membre de la Royal Society.

Quelque temps après son retour en Angleterre il se marie, ce qui met un terme aux pérégrinations. Il renonça à de nouveaux projets d'explorations par des raisons de famille et de santé. Cependant



il continua de s'intéresser à ces sortes de voyages: comme membre de bureau de la R. G. S. il soigna ses Proceedings. Aussi pendant une assez longue période il fut l'âme de l'exploration de l'Afrique exécutée par d'autres: Burton, Speke, Grant et surtout Livingston et Stanley. Mais ses propres recherches allèrent dans une autre direction. Après la période de ses grands voyages il s'occupa d'abord surtout à examiner les instruments d'outillage d'un explorateur déjà existants, et il s'appliqua à y inventer des perfectionnements. Il se chargea d'une grande partie du travail de l'observatoire royal et des observations météorologiques qu'on y faisait. Et c'est comme membre du comité météorologique (meteorological committee, plus tard council) qu'il a contribué largement à l'organisation du travail météorologique.

Pourtant ce n'était pas là le domaine, où il se montrerait maître avant tout. Ce fut plutôt le cas dans ses recherches sur les problèmes de l'hérédité, surtout par rapport à l'homme. Ce fut là que serait son avenir et c'est dans ce domaine spécialement que sauterait aux yeux sa personnalité douée des dispositions pour un raisonnement serré et logique, pour des calculs mathématiques, pour la technique exacte, ainsi que son intérêt pour les problèmes biologiques et anthropologiques.

Avant que GALTON concentrât son attention et ses efforts sur les faits d'hérédité, avant 1860 p. c., le problème entier se montrait encore aux yeux des biologistes comme dans un désordre chaotique. DARWIN dans son „Origin of species” avait bien mentionné le fait d'hérédité mais le problème fut relégué par lui au second plan. Ce fut GALTON qui poussa le problème en avant comme point central de l'intérêt général, et il réussit à le faire généralement reconnaître comme tel: Il entama une étude de l'hérédité des talents et du caractère pour laquelle il trouva la matière, au début surtout, dans les listes des Senior Classics de l'Université de Cambridge, les premiers de chaque année scolaire pour les études classiques. Dans ces listes se trouvaient à plusieurs reprises des noms de pères, frères et fils. C'est de là qu'il conclut que la disposition pour ces études n'étaient pas également fortes dans toutes les familles mais qu'au contraire certaines familles montraient des dispositions dans cette direction et d'autres en étaient absolument dépourvues. En partant de ce point de vue il examina plusieurs arbres généalogiques

de familles anglaises connues, et il trouva qu'il y a un certain rapport entre la disposition pour des études déterminées ou pour certaine fonction et l'origine des individus.

Il trouva des familles ayant un goût prononcé pour les sciences naturelles, où plusieurs membres occupaient une place honorable dans ce domaine-là; il y avait aussi des familles où figuraient un nombre considérable de jurisconsultes de premier ordre, d'autres qui comptaient parmi leurs membres beaucoup de littérateurs ou de théologues connus. Les résultats acquis, il les publia dans deux livres remarquables: „Hereditary Genius” (1869) et „English Men of Science” (1874). Pour ce dernier ouvrage il profita de la position qu'il avait comme membre de la Royal Society: à tous les membres furent adressées des listes contenant des questions avec la prière d'y répondre aussi exactement que possible. On comprend la tension d'esprit de GALTON à la première réunion suivante. Comment aurait-on pris ses questions souvent assez indiscretes sur des relations de famille assez intimes. Les résultats furent satisfaisants et montrèrent distinctement que la prédisposition pour le travail scientifique est innée, qu'elle peut passer d'une génération à l'autre, bien que les exceptions ne furent pas rares où un savant était l'unique exemple dans sa famille. GALTON crut pouvoir conclure que l'influence paternelle se ferait sentir surtout dans le domaine de l'intelligence, l'influence maternelle surtout dans le domaine du sentiment et de l'émotion.

Il va sans dire que GALTON se servait de la méthode statistique pour cette recherche et par conséquent les conclusions n'en furent pas toujours aussi bien fondées qu'il ne serait désirable dans des recherches exactes. Mais comme la méthode expérimentelle, dont on se sert à présent surtout dans la génétique, est exclue quand on choisit l'homme pour objet de recherches, GALTON comme d'ailleurs encore les anthropologues de nos jours, dut se contenter de la méthode statistique. Cependant cette méthode encore pourrait être perfectionnée dans deux directions: on pourrait être plus exact dans la statistique pour les résultats obtenus aussi bien que pour la manière technique afin de déterminer les données.

La statistique c'est de la mathématique. Aussi n'est-il pas étonnant qu'un savant mathématicien comme le fut GALTON avait une prédilection pour la méthode statistique. Ce penchant a marqué partout ses

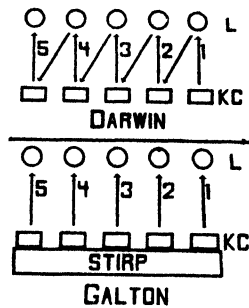
recherches génétiques, même il a porté GALTON à considérer les problèmes biologiques trop mathématiques. GALTON, ses disciples et surtout son successeur KARL PEARSON négligent la nature biologique des problèmes et ne voient que leur face mathématique. Cette exagération a nui au travail fait par GALTON et n'a que trop souvent été la cause d'un manque d'appréciation que tous ceux qui s'intéressent à une étude exacte de la génétique devraient pourtant avoir pour son travail. Cependant la faute n'en est que partiellement à reprocher à GALTON. S'il s'était borné à réunir des données anthropologiques et qu'il ne se fût pas laissé entraîner à formuler des lois de l'hérédité générale son oeuvre aurait été presque irréprochable. De la construction de la méthode s'étaient chargés des mathématiciens dont on n'a qu'à mentionner GAUSZ pour montrer que le travail serait bien soigné. GALTON lui-même n'y a que peu contribué.

Il concentra son attention surtout à trouver une meilleure manière pour obtenir des données p. e. il a su perfectionner les méthodes pour une détermination exacte de toutes sortes de propriétés physiques de l'homme. Il sentait fort la nécessité d'avoir des laboratoires anthropométriques. Il fallait déterminer au moyen de mesurage exact des propriétés des sens des muscles, de structure physique, aussi bien que de celles des talents et du caractère, vu que pour le distinguement de ces dernières l'élément subjectif devrait nécessairement jouer un grand rôle. GALTON a inventé nombre d'instruments subtiles. L'acuité visuelle et auditive, la sensibilité pour des couleurs, la vigueur pour pousser ou frapper, la tension des muscles du bras, la longueur et le poids du corps, toutes ces qualités mesurables furent contrôlés; et au moyen de sa technique ingénieuse il savait réunir un grand nombre de données de cette nature. Il publia ces données dans „Human Faculty” (1883).

Jusque là le travail de GALTON avait été presque exclusivement de nature technique. Mais GALTON en vrai investigateur scientifique voulait après avoir amassé faits et observations passer à la synthèse de généralités afin de trouver des lois ou des règles pour la biologie générale. En 1876 il publia les premiers efforts dans des périodiques. Il construisit „a Theory of Heredity” et y combat l'hypothèse très provisoirement lancée par DARWIN de la Pangénèse. En résumé voici les deux hypothèses opposées l'une à l'autre: DARWIN se figurait que chaque cellule du corps émettrait un germe

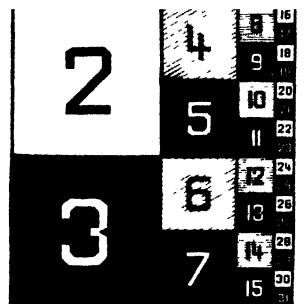
qui se réunirait avec les autres en se transportant au moyen de la circulation du sang, pour se concentrer dans les gamètes, d'où naîtraient les descendants. Ainsi les propriétés caractéristiques de chaque partie du corps pourraient se révéler aussi dans les enfants. GALTON se figure juste le contraire: les gamètes renferment un certain nombre de germes, chacun responsable d'un ou de plusieurs qualités héréditaires; l'ovule fécondé en émet aux cellules somatiques tout ce qu'il leur faut, mais une partie des cellules en reçoit une série complète, les conserve durant la vie entière de l'individu et forme les nouvelles gamètes. C'est ainsi qu'une série continue de cellules lierait à travers les générations individu à individu: les corps des organismes n'en seraient que des branches latérales. Il dit: „C'est comme la chaîne d'un collier, et les corps en sont les ornements”. GALTON a choisi dans ce combat probablement le parti auquel les années donneront raison. On trouve ses idées développées dans „Natural Inheritance” (1889), idées qui se rapprochent beaucoup de la théorie de l'hérédité de WEISMANN.

Il fut moins heureux en formulant sa seconde théorie qui devrait expliquer le concours de deux individus dans la fécondation. Quand un organisme descend d'un seul individu, l'image de la formation d'une chaîne pourra se maintenir. Dès qu'il s'agit de la propagation sexuelle, naturellement pas. Afin de pouvoir élargir sa théorie aussi dans cette direction, il admet que toutes les cellules sexuelles formées par un seul organisme possèdent toutes la même série de propriétés héréditaires. Les cellules paternelles et maternelles se réunissent, et renferment chacune prise à part des parties des ancêtres. Par conséquent chaque individu serait



Le transport des qualités héréditaires selon DARWIN et GALTON.

L - soma, Kc - 'gamètes.



L'organisation construite des contributions héréditaires de ses ancêtres, Selon GALTON.

composé, quant à ses dispositions héréditaires, pour un quart, des éléments contribués par chacun des parents, pour  $\frac{1}{16}$  de chacun des quatre grandparents, pour  $\frac{1}{64}$  de chacun des arrière-grandparents, etc. La somme totale en est  $\frac{2}{4} + \frac{4}{16} + \frac{8}{64} = 1$ .

Dans cette hypothèse qu'il croyait pouvoir fonder sur des données parfois trompeuses malheureusement, l'esprit mathématicien de GALTON se heurte le plus contre le problème biologique. L'hypothèse est fausse. L'idée préconçue que les cellules sexuelles d'un individu seraient identiques quant aux qualités héréditaires qu'elles transportent est absolument fautive. Nous devons cette certitude à un biologiste-mathématicien comme GALTON, aussi ingénieux et expérimentateur plus exact : à GREGOR MENDEL, contemporain du savant anglais. L'année 1822 fut une année importante pour la génétique par la naissance de ces deux savants de l'avant-garde à qui l'on doit la découverte de cette science toute moderne.

## HERDENKING VAN GREGOR MENDEL'S 100sten GEBOORTEDAG.

De „Naturforschende Verein” en de „Deutsche Gesellschaft für Wissenschaft und Kunst” in Brünn hebben besloten van 22—24 September 1922 een groote internationale MENDEL-herdenking in Brünn te organiseeren en bij die gelegenheid een internationale „Festschrift” uit te geven.

Voor dit laatste doel zijn zoowel wetenschappelijke bijdragen als bijdragen in geld noodig, aangezien de geschatte kosten — ongeveer 15000 Zwitsersche Franken — de krachten der genoemde vereenigingen verre te boven gaan.

Deze hebben ondergeteekende verzocht de Nederlandsche onderzoekers op erfelijkheidsgebied en evolutie-gebied op te wekken, eene wetenschappelijke bijdrage beschikbaar te stellen en hun, zoowel als alle andere vereerders van MENDEL in Nederland, te verzoeken ook geldelijk de uitgave te steunen.

Hij meent dit niet beter te kunnen doen dan door deze bekendmaking in Genetica en verzoekt, daar hij binnenkort, voor geruimen tijd naar het buitenland vertrekt, manuscripten, zoowel als bijdragen in geld, te willen adresseeren aan

Mejuffrouw Prof. Dr. TINE TAMMES

te

Groningen.

*In opdracht van het Mendel-Comité,*  
J. P. LOTSY.

## BOEKBESPREKING.

ALVERDES FR. 1921. *Das Verhalten des Kernes der Radium behandelten Spermatozoen von Cyclops nach der Befruchtung.* Arch. f. Entwicklungsmechanik Bd. 47.

Terwijl bij de bevruchting mannelijke en vrouwelijke voorkern gewoonlijk tot versmelting komen of, zooals b.v. bij *Ascaris*, vóór de vereeniging onmiddellijk tot vorming van dochterkernen overgaan, heeft bij *Cyclops* eerst veel later in de embryogenese deze vereeniging plaats. Men heeft tenminste steeds vermoed, dat de beide kernen of de beide spoelen met chromosomen, die men in het morula-stadium ziet, te beschouwen zijn als de niet, vereenigde mannelijke en vrouwelijke helften. Het definitief bewijs hiervan is thans door ALVERDES geleverd, die mannelijke *Cyclops* met radium heeft bestraald, teneinde de spermatozoïden aan te tasten op de wijze, zooals dit door O. HERTWIG en zijn leerlingen reeds herhaaldelijk is verricht. De bestraling werd hierbij in dusdanige doseering gekozen, dat de dieren nog tot bevruchting der wijfjes in staat bleven.

Bij een bestraling met radium gedurende minder dan drie dagen (het radiumstaafje met 1 mgr. radium stond in een klein hoeveelheid water, waarin het dier rondzwom) was het microscopisch beeld der klieving volkomen normaal gebleven. Bij langdurige bestraling der mannetjes begonnen er afwijkingen in één van de beide genoemde kernen tijdens de embryogenese te komen en wel een langzamer verschuiving van de chromosomen naar de polen en somtijds een eliminatie van de aangetaste mannelijke chromatine. Had later tijdens de ontwikkeling versmelting der beide kernen plaats, dan leidde dit vaak tot uitstooting van chromatine en bij zeer langdurige vóórbestraling der spermatozoïden tot vorming van reuzencellen en volkomen

abnormale ontwikkeling van den kiem. Indien de bestraling langer dan 8 dagen werd voortgezet, kon geen normaal dier meer worden gekweekt. Een haploïde Cyclops met uitsluitend moederlijke chromosomen is nog niet op deze wijze verkregen.

M. A. VAN HERWERDEN.

GEROULD. J. H. 1921. *Blue caterpillars: the origin and ecology of a mutation in haemolymph color in Colias philodice*. Journal of exp. Zoology vol. 34, 1921, p. 385.

Wie door experimenteel onderzoek nader inzicht tracht te krijgen in de genotypische samenstelling van plant of dier, komt noodzakelijk tot de voorstelling, dat erfelijke factoren chemische omzettingen in het organisme beïnvloeden. Een steun voor de juistheid van zoodanige opvatting is onlangs door GEROULD gegeven.

Deze onderzoeker was bezig met proeven bij de *lepidopteer Colias philodice*, waarvan de rups op klaver leeft. Onverwachts zag hij onder het materiaal blauwgroene rupsen naast de normale grasgroene te voorschijn komen.

Door kweekproeven en waarnemingen in de natuur bleek, dat deze als homozygote recessieve vormen na korte inteelt waren ontstaan en afkomstig moesten zijn van een in 1919 in de natuur opgetreden mutatie, welke als heterozygoot niet als zoodanig kon worden herkend.

De mutatie heeft betrekking op een pigment, dat uit het chlorophyl der voedsterplant, in dit geval de klaver, wordt gevormd. In de blauwgroene rups ontbreekt namelijk het xanthophyl; de overige bestanddeelen van het chlorophyl zijn wel in het bloed aanwezig. Het is nu opmerkelijk, dat dit ontbreken van het xanthophyl in het rupsenbloed aanleiding geeft tot veranderingen in elke phase van den levenscyclus van het dier. Ten eerste is de lichaamswand van rups en pop blauwgroen gekleurd, ten tweede krijgt de vlinder blauwgroen getinte oogen en legt witte, inplaats van roomkleurige eieren. Evenals TOYAMA in zijn zijderups-culturen vond, hangt de eikleur namelijk af van het moederlijk bloed; de genen van de bevruchtende spermatozoïde hebben geen invloed meer op deze kleur. De werking van de chemische verandering van het



bloed van *Colias* gaat zelfs nog verder, want de parasitaire hymenopteer *Apanteles*, die in het lichaam van de rups tot ontwikkeling kan komen, heeft witte in plaats van gele cocons.

Indertijd heeft STECHE aangetoond, dat bij *Pieris* de bloedskleur van de mannelijke rups geel is tegenover de groene van het wijfje, waarvoor de darmcellen aansprakelijk worden gesteld. Sexueele verschillen van dezen aard vond GEROULD bij *Colias* niet; toch moet men ook hier veronderstellen, dat de beschreven mutatie de darmcellen tot een ontleding van het xanthophyl drijft, dat anders met de overige bestanddeelen van het chlorophyl uit den darm naar het bloed overgaat.

Deze proeven geven een fraai voorbeeld, dat een mutatie in één „geen” op verschillende deelen van het organisme invloed kan oefenen. Ook uit algemeen gezichtspunt zijn ze belangrijk, omdat deze mutatie betrekking heeft op veranderingen van een opgenomen voedselbestanddeel, dus op een wijziging der stofwisseling, die erfelijk wordt vastgelegd en een eenvoudige monohybride splijting gaat vertoonen.

Hoewel de blauwgroene rupsen in GEROULD's culturen krachtiger waren dan de grasgroene en meer weerstand boden tegen schadelijke invloeden, bleken ze in de natuur snel door vogels te worden uitgeroeid, daar ze op de klaver meer in het oog vielen dan hun grasgroene verwanten. Het verband tusschen bloedkleurstof en oogkleur der imago, zal aanleiding geven ook bij de bekende oogkleurvariaties van *Drosophila* op een eventueel verband met de pigmenten der lichaamsvochten te letten.

M. A. VAN HERWERDEN.

CHARLES W. GOULD. *America a Family Matter*. CHARLES SCRIBNER'S SONS New York 1920 181 pp.

Dit boek is geen gewoon boek; het is met fraaie letter op fraai papier gedrukt, in prachtig engelsch geschreven door een man met temperament, die van de juistheid van zijn these: „A mongrel people never attain real prosperity” ten volle overtuigd is en die juistheid uit de geschiedenis tracht te bewijzen met het doel zijn

landslieden te waarschuwen. Deze waarschuwing is aan het eind van zijn betoog in de volgende bewoordingen vervat:

„Americans, the Philistines are upon us. Rend the fetters with which we have bound ourselves. Nothing but our own folly stands between us and freedom from alien invasion. Speak the word, repeal at once the naturalization laws which corrupt our institutions and destroy us. Repeal them and the thing is done. Yet we have left fifty millions, the greater part of whom can trace descent to Colonial days, a number ample to keep, and which if uncontaminated by foreign blood, ever will keep, America for Americans”.

Het is dus een boek met een bepaalde strekking, bestemd om gehoord te worden en toch — weer ongewoon — is het boek niet in den handel, maar met een, zeer zeker alles behalve gewone, opdracht ten geschenke gezonden aan enkelen.

Wat nu den inhoud betreft, kan men — in het algemeen — de kritiek oefenen, die de auteur zelf op p. 85 gevoeld heeft, waar hij zegt:

„All over the Hellenistic world from Gaul to Thrace remarkable evidences of mental power accumulated, and as these manifestations grew less and less frequent the Greek blood became less and less pure. There may be no connection between the two facts, but it cannot be denied that the facts existed and that they were synchronous.”

Zoo voorzichtig is de auteur echter in den regel niet, zoo zegt hij op p. 152.

„It is only needful here for us to stress the fact, and to note the invasions themselves were the result, not the cause of Rome's feebleness. The fundamental cause of that was mongrelism.”

Meer speciaal kan men het werk critiseeren ten opzichte van de biologische basis; de auteur is klaarblijkelijk van de nieuwere erfelijkheids- en evolutieleer niet op de hoogte en zweert bij DARWIN's thesis (Animals and Plants under Domestication II p. 248). „But from the tendency to reversion . . . . highly bred animals, when neglected, soon degenerate” zonder te weten, dat men thans zoogenaamden terugslag op geheel andere wijze dan DARWIN verklaart en deze zeker niet mag gebruikt worden als een argument voor teruggang tot „minderwaardige oorspronkelijkheid”. Hoe ver de auteur daarin gaat moge het volgende (p. 155) toonen:

„In the awful downfall, cannibalism, which had disappeared for so many thousand years that not one of the great religions found it necessary to forbid it, reappears (in the Roman Empire). Both GIBBON and FINLAY tell the tale: A traveller, stopping at an inn, narrowly escapes murder at the hands of two women who keep it. Investigation showed that seventeen of his predecessors had been killed and eaten. It may be barely possible that this illustrates the truth of DARWIN's conclusion — the tendency of the hybrid to revert, to call up qualities carried forward latent for long periods of time and suddenly by cross-mating evoked to mark the unhappy victim as one born out of due time.”

Geen bioloog zal deze verklaring voor zijn rekening willen nemen, allermint in een geval als dit waar niets omtrent de „bastaardnatuur” of „raszuiverheid” der betreffende vrouwen bekend is.

Dit brengt ons tot een ander punt van belang ter beoordeeling van de conclusie's van den auteur: zijn vaste geloof in de raszuiverheid van b.v. het oorspronkelijk Egyptische, Grieksche en Noorsche ras in tegenstelling met de bastaard-natuur dezer volken, na de invasie van andere rassen. Wij beperken ons begrip „raszuiverheid” thans veel meer dan de auteur, wij weten dat ieder onzer een bastaard is en wij weten ook, dat vermenging met andere rassen niet den aard van het *geheele* volk verandert, in de betrekkelijk korte perioden, enkele eeuwen, die de auteur daarvoor aanneemt.

Niettegenstaande deze critiek is het boek zeer de lezing waard, al ware het alleen omdat de oorzaken van het verschijnen en verdwijnen der volkeren hier van uit één gezichtspunt worden bekeken en op belangwekkende wijze de revue passeeren, want al zegt de auteur ook apodictisch, dat de oorzaak van Rome's ondergang bastardeering was, zoo ziet hij daarin toch niet de eenige oorzaak van verval:

(p. 153). „This, of course, was the fundamental cause of Rome's collapse, but running with it hand in hand and springing from it were other causes, handmaidens of the first. Slavery has been mentioned. Next to this was probably Rome's dreadful system of taxation. By the year 500 this was well on its way to the accomplishment of its perfect work. For its full fruition, however, it

still took several hundred years. The capital of the world, slowly gathered during generations, was being recklessly trenched upon.... Maladministration continued until ultimately it was found necessary to appoint the richest men in each community tax collectors and make them responsible for the deficit, thus reducing all to a common level of poverty;.... the inhabitants must produce, not for themselves but for the Treasury, which was above the law, so that finally the slave became free, not by being lifted into freedom, but by the virtual enslavement of the whole population”.

Het boek is vol van oorspronkelijke epigrammen; enkele wil ik hier doen drukken:

In no respect are men created equal. (p. 2).

Great amounts of time and capital are wasted in the attempt to compel incapable minds to do impossible things (p. 3).

Large numbers of the human race distrust and dislike intelligence (p. 13).

Mediocrity prefers mediocrity (p. 13).

The Egyptians were not a cruel race. True, captives were sacrificed to Ammon, but we must remember that less than a hundred years ago, a woman of education, breeding and culture in New England, when a little child was found committing sin, urged upon him the moral expediency of hewing Agag to pieces before the Lord” (p. 49).

„Democracy always feels itself equal to any task and often lacks judgment in men” (p. 64).

Democracy in Athens was just as apt to be carried away by its emotions, just as incapable of pursuing for years a determined and fixed policy, as the population of a democratic state to day” (p. 66).

No one can pass to his child his own personal attainments (p. 67).

The percentage of talent in Athens was larger than in England or America to day, but yet it was unable to leaven the mass and was lost in the ignorant vote (p. 70).

The menace of mysticism threatened the freedom of Greek thought (p. 71).

„Both scientific and religious movements have the same object — to solve the mystery of existence; but the religious craving demands a shorter road and immediate satisfaction”

(quoted from Bury, History of Greece).

„No really able man can ever be idle (p. 75.)

„The supreme test of ability is its capacity to receive, make use of and rise superior to the wisdom with which it is surrounded . . . . when a man of elevated position surrounds himself with those of inferior capacity, his own action at once condemns him and makes known his true worth” (p. 76).

„Every member of his (Alexander the Great's) family was murdered — and talent is hereditary!” (p. 79).

„Among people of pure race mental force is no more confined to one class than is bodily strength” (p. 88).

„In the popular meetings in the forum, free speech was not permitted in early Rome. The meeting could accept or reject a proposal; debate was strictly limited by the presiding officer and amendment was not allowed. The demagogue was not encouraged” (p. 88).

„The Greek cities almost uniformly seemed to prefer foreign dominion to reciprocal concessions and concord. Individualism gone mad!” (p. 89).

„The whole advancement of the world has depended on the driving power of a comparatively few great minds” (p. 96).

„Cato had voiced the accepted and the right idea that in marriage one should „look to good descent” (p. 101).

„The Roman story, on which so much moralizing has been based, is, in point of fact, a revolting tale of infamy (p. 105).

„Greece wasted away. Scarce a remnant of the old blood was left. Her history continues, but it is no longer Greek history” (p. 106).

„Like every great genius, Sulla lived a paradox and died an enigma (p. 120).

„By means of the negro vote we plundered the South as Rome plundered the provinces” (p. 125).

„Our responsibilities begin with us and never die” (p. 127).

„The trifling amount of Roman philosophy was shorn of all attempt to study natural science . . . The first sun-dial set up in Rome was made for a place four degrees away, and the Romans did not find it out for a hundred years” (p. 129).

„A republic is a state of mind” (p. 135).

Wat nu is de waarde van dit boek? Afgezien van de zeer zeker

aanvechtbare, theorie, m. i. deze, dat het verzet predikt tegen het denkbeeld dat alle rassen en alle individuen gelijkwaardig zijn, dat er maar één menschheid is, die, mits goed geleid en onder goede omstandigheden levend, het overal tot een zelfde hoogte brengen kan, in één woord: dat de biologie als basis, ook voor de staatsinrichting wordt verdedigd, of, zooals, de auteur het weer typisch uitdrukt: „Divine Law is not only moral- it is also physical”.

Rome had één „great and unique gift: law”, to the cohesion imparted by its administration FINLAY attributes the longevity of the empire”, maar: (p. 146).

„Rome's influence on the world she conquered was, from the point of study, knowledge, mental improvement, a hindrance not a help. She did not elevate, she abased”.

Haar eenzijdige „gift of law” werkt nog steeds op ons na, wij zien nog veel te weinig in, dat de aard van het volk primair, de invloed der „wet” secundair is; het is hoog tijd dat betere biologische begrippen tot onze vertegenwoordigers en staatslieden doordringen en daartoe kan dit boek zeker bijdragen.

Lotsy.

HAGEDOORN, A. L. and HAGEDOORN—VORSTHEUVEL LA BRAND, A. C., 1921. *The relative Value of the Processes causing Evolution*. (The Hague, Martinus Nijhoff, 294 pp.)

„What we need from time to time, is to pause, and try to see what all the others are doing”. Hierin, de schrijvers zeggen het zelf, ligt het hoofdmotief, dat hen drong, hunne opvattingen over evolutie en erfelijkheidsleer met die van anderen samen te brengen in één werk; ze met elkaar te vergelijken, en zodoende te trachten aan te toonen: „... that conditions are not so hopeless, that, especially in the last decade, great advances have been made in our knowledge concerning everything pertaining to evolution.”

Mag het werk in dit opzicht geslaagd heeten? Ja, zeer zeker ja! De evolutietheoriën der laatste eeuw mogen gedeeltelijk of geheel afgedaan hebben, toch zullen zij altijd de fundamenten blijven, waarop de latere gebaseerd moeten worden. En daarom

is eene critische bespreking, of deze nu met of zonder bepaalden tendens gehouden wordt, zeer zeker van groot belang. En dit te geven is aan Schrs. ontegenzeggelijk gelukt. Het zou hun nog beter gelukt zijn, wanneer zij getracht hadden meer lijn en meer systeem te brengen in de behandeling van hun stof. Nu is het vaak uiterst moeilijk uit de massa het essentieele naar voren te brengen en de groote lijn en den gedachtengang uit te vinden, die toch zeker, zij het ook vaak zeer verborgen, door het werk loopt.

Maar afgezien van de objectieve samenvatting van wat op evolutiegebied tot stand is gebracht, geven Schrs. ook een zeer belangwekkende compilatie van hunne eigen meeningen, die, gedeeltelijk reeds bekend, hierin weer worden opgehaald en uitgebreid. En hierbij komen zij tot conclusies, die van zoo verstrekkenden aard zijn, dat alleen al hierdoor hun werk tot een van blijvende waarde moet worden, want ook al zijn deze conclusies veelal niet positief en niet geargumenteed, zooals dat van eene geheel nieuwe theorie verwacht mag worden, toch geven zij een zeer verjongden kijk op velerlei problemen en brengen moeilijkheden naar voren, waarmee tot nog toe te weinig rekening gehouden werd.

Het is niet mijne bedoeling hier eene uitgebreide critische bespreking te geven van de in dit boek behandelde problemen en de opvattingen der Schrs., hierover. Dit zal zeer zeker in den loop der volgende jaren door vele anderen geschieden, die zich nader met de evolutieleer bezig houden. Ik wil slechts een overzicht geven van de belangrijkste punten, door de Schrs. naar voren gebracht, en van hunne interessantste opvattingen en conclusies.

Bij het onderzoek, of de feiten, in de latere tijden gevonden, ook nieuw licht kunnen werpen op de oudere evolutietheoriën, blijkt het steeds duidelijker, dat al deze theoriën in den grond berusten op de opvatting hunners stellers omtrent variabiliteit. En toch is deze variabiliteit nooit genoeg in haar wezen nagegaan, is nooit genoeg rekening gehouden met de oorzaken, die haar bewerken. Daarom is het dan ook, dat Schrs. zich voornamelijk bezighouden met de twee volgende problemen:

1°. Wat weten wij omtrent variabiliteit; welke soorten kunnen wij ervan onderscheiden en wat hebben die met evolutie te maken; wat tenslotte zijn de oorzaken dezer variabiliteit?

2°. Wat hebben de feiten ons wijzer gemaakt omtrent het probleem van de constantheid der soort?

Schrs. opvattingen over erfelijkheid gaan in de eerste plaats uit van de overtuiging, dat men die erfelijkheidsleer in veel nauwer relatie moet beschouwen met de *Biomechanica*, met de leer van de factoren van ontwikkeling en van functie, dan men vroeger meende; en dat de heele *Genetica* veel eerder tot bloei was gekomen, indien men dat maar eerder had ingezien.

Van *biomechanisch* standpunt is erfelijkheid de overbrenging van genen, die onder bepaalde omstandigheden de ontwikkelingsprocessen kunnen beïnvloeden en zoo dus eveneens tenslotte de eigenschappen van de organismen. Die eene *biomechanische* opvatting der erfelijkheidsleer heeft, kent geen latentheid of inactiviteit der „inherited things”, maar meent dat deze allen, bij hunne aanwezigheid in eene cel een bepaald ontwikkelingsproces beïnvloeden. Met ROUX kent hij twee verschillende soorten van factoren in de ontwikkeling, n.l. de overgeërfde „determination-factors”, en die, die het gevolg zijn van uitwendige omstandigheden, de „realisation factors”.

Dit aannemende, noemen de Schrs. deze „inherited things” *genen* in den zin van JOHANNSEN, dus dit als neutrale term gebruikende en ze als niet protoplasmatisch beschouwende, en natuurlijk als iets geheel anders dan wat men onder „factoren” pleegt te verstaan. Hunne opvatting omtrent de *genen* blijkt wel ten duidelijkste uit de volgende passage: „We have every reason to believe now, that every gene is present in the zygote in the same state, that every zygote is a fresh beginning, that, in as far as an individual's character can be said to be determined in its germ, they are given in the combination of genes present, not in peculiar states of some of them. An organism's qualities, characters, are the result of its development, as such they can not be said to be inherited.” Het individu is dus afhankelijk van vele ontwikkelingsfactoren, waarvan sommigen, de erfelijke, de ontwikkeling inwendig beïnvloeden, en andere, niet erfelijke, dit uitwendig doen.

In verband hiermede wordt nu de, reeds bekende opvatting der Schrs. over den aard der *genen* nader uitgewerkt. Zooals bekend zouden deze dan niets anders zijn dan betrekkelijk eenvoudige chemische substanties, die autokatalytische eigenschappen bezitten,



die dus zodoende hun eigen synthese kunnen bevorderen, en die, zonder kwalitatieve verandering, zich zelf quantitatief kunnen vermeerderen. Deze theorie wordt thans nader in verband gebracht met de bekende feiten, en Schrs. meenen hiermede veel onzekers te kunnen verklaren.

Schrs. behooren gelukkig ook tot diegenen der hedendaagsche genetici, die in de cytologie een belangrijk hulpmiddel, zoo niet het belangrijkste erkennen. Maar hierin durven zij nog niet de consequenties geheel te aanvaarden, die zeer klaarblijkelijk de resultaten medebrengen van het prachtige werk, dat, onder leiding der Amerikaansche School, in de laatste 15 jaar gedaan is. Zelfs aarzelen zij met zekerheid te mogen aannemen, dat de chromosomen de dragers zijn van de erfelijke eigenschappen. In hun pogen om overeenstemming te zoeken tusschen de bekende feiten en hunne autokatalytisch-chemische-genentheorie meenen zij niet sceptisch te behoeven te staan tegenover „the chemical processes which we can not see or make visible, but which assuredly accompany and possibly cause the morphologic phenomena”, maar wel tegenover deze, toch heel wat steviger gegroundveste, en, mijns inziens, veel beter verklaarbare „morphologic phenomena” zelf. Op grond van zeer losse theoretische overwegingen neigen zij er toe, de verklaring te moeten zoeken in, wat zij zelf noemen, eene modificatie van DE VRIES' intracellulaire-pangenesistheorie: „.... that inside the nucleus a complete set of genes is somehow kept intact, where as the cytoplasm of the different cells of one individual may be very different in different cells, to the point where one or two genes may be quantitatively preponderant.”

Evenals over dit probleem laten zij hunne phantasie vrij spel over eenige andere, die misschien ook wel te verklaren zouden zijn met hunne niet-protoplasmatische genen-theorie. Het wil mij toeschijnen, dat deze theorie nog te weinig stevige grondslagen heeft, om met een, zij het ook zeer klein, vermoeden van waarschijnlijkheid, de eene hypothese aan de andere vast te knopen.

Van werkelijk zeer groot belang is de bespreking van de variabiliteit. Het behoeft geen verder betoog, dat waarlijk het eerste probleem der evolutie een zoeken is naar de oorzaken der variabiliteit. En wanneer deze oorzaken gevonden zijn, eerst dan komt het groote probleem der evolutieleer voor den dag: welke oor-

zaken kunnen, afgezien van natuurlijke teeltkeus, de variabiliteit veranderen; als zij deze verminderen, hoe kunnen zij dan tenslotte een groep constant maken, en, in het eerste geval, doen verdwijnen?

Schrs. onderscheiden vier essentieel verschillende vormen van variatie, en wel:

- A. Discontinue geno-variantie = discontinue erfelijke variatie.
- B. Continue geno-variantie = erfelijke variatie.
- C. Discontinue niet erfelijke variatie = modificatie.
- D. Continue niet erfelijke variatie = modificatie.

Variatie kan het gevolg zijn van verschil in genotype, of van veranderlijkheid der uitwendige omstandigheden, of tenslotte van eene combinatie dezer beide oorzaken. Waar het de oorzaken der evolutie betreft, kunnen wij heden ten dage de modificaties zonder bezwaar buiten beschouwing laten. Het evolutieprobleem is samen te vatten in de woorden: hoe kunnen individuen ontstaan, die een nieuw genotype bevatten? En daar het gebleken is, dat selectie geen noemenswaard effect heeft in eene populatie zonder erfelijke variabiliteit, is het duidelijk, dat de sleutel voor het evolutieprobleem weinig of niet te zoeken is in selectie.

Zoo blijven slechts twee mogelijkheden over, n. l. spontane geno-variantie en recombinatie door kruising. Deze beide mogelijkheden worden uitvoerig besproken en hierbij treedt zeer duidelijk aan den dag, dat Schrs. zeer beslist de meening toegedaan zijn, dat, voorzover wij thans over het ontstaan van nieuwe soorten kunnen oordeelen, kruising, zij moge dan al niet de uitsluitende oorzaak zijn, toch in ieder geval de belangrijkste is: „Crossing is practically the only cause of the production of new dominant characters in a group of organisms. But it is evident, that the new character as such need not be „introduced” from a stock „carrying” it. Usually a new dominant character, resulting from crossing must be looked upon as due to a difference in the development from that in common type, caused by the presence in the zygote of one or more genes not commonly present. Such „new” genes may so affect the development in coöperation with all the other developmental factors, that a new character results.”

Ook nieuwe recessieve eigenschappen kunnen door kruising ontstaan. Het is slechts met groote moeite mogelijk deze nieuwe vormen te onderscheiden van verlies-mutaties. In dit verband doen Schrs.

enkele, gedeeltelijk reeds eenige jaren geleden gepubliceerde, mededeelingen over proeven, die zij met ratten genomen hebben, en waaruit duidelijk blijken zou dat vijf nieuwe eigenschappen, welke zij zagen optreden, het gevolg waren van kruising. Indien deze proeven zuiver zijn, zal niemand kunnen ontkennen, dat zij eene zeer groote aanwinst vormen voor het stavingsmateriaal der kruisings-theorie. Het is zeer te hopen, dat Schrs. ook over hunne proeven van de laatste jaren, waarover nu al met een enkel woord gesproken wordt, binnenkort uitgebreider mededeelingen zullen kunnen doen.

Schrs. overwegen ook, of het niet mogelijk is, dat ook de bij de *Drosophila*-onderzoekingen opgetreden z. g. n. „mutanten” het gevolg zouden zijn van nieuw-combinatie der genen door kruising. Ofschoon de *Drosophila*-litteratuur in dit opzicht zeer groote speculatie-mogelijkheden biedt, is deze onderstelling, die reeds meer geuit is, nog verre van bewezen. Laten de sceptici ten dezen opzichte hunne onderstellingen zelf eens experimenteel trachten te toetsen.

Verder gaan Schrs. de meest bekende mutatie-gevallen na en komen tot de conclusie, dat zeer veel voor mutatie gehouden wordt, wat slechts recombinatie door kruising is. Slechts in 5 of 6 gevallen meenen zij met goed vertrouwen zekere spontane, genovariaties te mogen zien, en dan nog zijn dit steeds verlies-mutaties. Dit toont hen al genoegzaam aan, dat mutatie geen, of op zijn hoogst een zeer onbelangrijke rol bij de evolutie speelt.

Bij nadere bespreking van de factoren, die invloed hebben op de variabiliteit, voeren Schrs. den term „Totale potentieele variabiliteit” in. Zij verstaan hieronder: „the number of genes in respect to which an individual or any group of individuals is not pure, homozygous.”

Hierbij stellen zij zich op het standpunt, dat potentieele variabiliteit synoniem is met genotypische onzuiverheid, daar, volgens JOHANNSEN, de genen kwalitatief constant zijn. Het verschil tusschen „totale potentieele variabiliteit” en datgene wat men gewoon „variabiliteit” noemt, is natuurlijk dat in den eersten term ook inbegrepen zijn de variaties, die verband houden met die *genen*, die geen factoren bij de ontwikkeling zijn.

Eenerzijds zijn er oorzaken, die de totale potentieele variabiliteit verhoogen, en anderzijds zulke die deze verlagen of te niet

doen. Welke zijn nu de oorzaken, die reduceerend werken. Volgens DARWIN was dit de natuurlijke teeltkeus. Selectie is echter volgens Schrs. slechts een vorm van isolatie en kan speciaal daardoor reduceerend werken. „A group of organisms may become pure for a genotype, which causes them to possess some organ or peculiarity, which in their present mode of life is absolutely useless. A number of individuals out of this group may some day find themselves in a position to which the same peculiarity fits them extremely well.”

Kruising is het groote moment dat variabiliteit-verhoogend werkt, isolatie in alle mogelijke vormen verlaagt deze weer. Blijft een groep van individuen lang geïsoleerd en blijft dus kruising met vreemde individuen uit, dan zal de variabiliteit steeds verminderen en zoo kan een soort constant worden. Evenals isolatie kan ook voortdurende autogamie verlagend werken.

Het is slechts eene kwestie van relatie tusschen de factoren die verhoogend en die verlagend werken, of een groep zal doorgaan met het reduceeren van de totale potentieele variabiliteit, of dat deze laatste stationair zal blijven en dus de groep nagenoeg geheel constant. „When a species becomes stable, and pure for its type, time alone will decide whether it will be able to persist. It will only persist as a species, if it is somehow protected from merging into numerically larger groups, either by its geographic isolation, or by any other kind of isolation.”

In verband met de nieuw ingevoerde begrippen worden ook species en variëteit nader omschreven. Onder „species” verstaan Schrs. groepen van organismen, die zoo samengesteld zijn, dat zij hun totale potentieele variabiliteit automatisch reduceeren, en daardoor naar zuiverheid streven voor een bepaald type, terwijl zij onder variëteiten al die individuen verstaan, die in het één of ander van het normale type verschillen, maar die niet van de species gescheiden raken doordat er geen omstandigheden aanwezig zijn, die onderlinge kruising tegenwerken en daardoor isolatie veroorzaken. Variëteiten verschillen van de species, waartoe zij behooren en tevens onder elkaar in één enkele eigenschap, terwijl species van elkaar verschillen in eene groep eigenschappen.

Tot hiertoe een kort overzicht van eenige der vele behandelde vraagstukken. Veel moest in dit overzicht natuurlijk overgeslagen,

veel slechts met een enkel woord aangestipt worden. Welke is nu de waarde die men het boek als geheel kan toekennen? Ik zie die waarde niet in het naar voren brengen van de eigen opvattingen der Schrs. Deze mogen van groot theoretisch belang zijn, in werkelijkheid komen wij er niets verder mee dan met vele andere hypothesen. Men kan echter niet ontkennen, dat Schrs., door het aantonen van de mogelijke toepassing hunner hypothesen bij verscheidene problemen, deze veel vaster gegrondvest hebben, dan zij tot nog toe waren.

Maar hoe zal men hypothesen kunnen staven, wanneer de feiten, die tenslotte hun eenige bewijsmogelijkheid vormen, zelf nog niet of althans slecht bekend zijn. Iedere evolutieleer moet berusten op eene overgrootte massa van feitenmateriaal. Die leer, die zich op de grootste hoeveelheid en op het essentieelste van dit materiaal kan beroepen, zal zich tenslotte de meeste aanhangers verwerven en de grootste mate van waarschijnlijkheid. En misschien zal dan later voor een dezer evolutietheoriën die waarschijnlijkheid tot eene betrekkelijke zekerheid worden. Maar voorloopig wil het mij toeschijnen, dat men, met volle eerbiediging van alles wat tot theoretische staving der verschillende theoriën aangevoerd wordt, zich nuttiger kan maken door te helpen de feiten zelf te ontsluiten. En dat kan alleen geschieden met de practische en experimenteele erfelijkheidsleer.

Maar daarnaast is het goed, van tijd tot tijd eens te zien, hoever de theoretici methunne naspeuringen gekomen zijn. En dan moet men zich niet door een bepaalden persoon of eene bepaalde theorie in ééne richting laten dringen, maar naar alle zijden uitzien. En dit is nu de groote waarde van het werk der HAGEDOORNS dat het gelegenheid geeft, het evolutieprobleem te bestudeeren aan aan al die verschillende kanten, waar het tot nog toe is aangevat. En er moge dan eenigerlei subjectieve drang der schrijvers in eene bepaalde richting gevoeld worden, toch is die drang niet van dien aard, dat eene veelzijdige beschouwing onmogelijk wordt.

Het boek heeft zeer zeker nadeelen, vooral de indeeling en behandeling zijn lang niet altijd even practisch en duidelijk; aan den anderen kant levert het veel gemakkelijks, waar het veel interessanter materiaal, zoowel aan feiten als aan theoriën, samen brengt in een verband, waarin men deze vaak zoekt, maar niet

steeds vindt. Maar het beste ervan is toch zeker dat betrekkelijk objectieve samenbrengen van al wat er gewerkt is over het evolutievraagstuk, en dat is het ook, wat het boek maakt tot een werk van blijvende waarde.

J. P. BANNIER.

G. O. E. LIGNAC 1922. *Over vorming en afbraak van huidpigment*, Academisch Proefschrift Leiden.

De Geneticus heeft zoo dikwijls te maken met kleur-verschillen op vorming van melanine berustend, dat een onderzoek omtrent het bruine huidpigment van den mensch ook hier melding verdient.

In dit met zorg bewerkte proefschrift zijn chemisch en histologisch onderzoek vereenigd; de bezwaren aan elk histochemisch microscopisch onderzoek verbonden, heeft de schrijver goed onder de oogen gezien en hij is voorzichtig in zijn gevolgtrekkingen gebleven. Na een literatuur-overzicht en een vermelding van het twistpunt, of pigment uit de cellen van het corium bij zoogdieren in de epidermis dringt of wel ter plaatse ontstaat — heeft LIGNAC vooral zijn aandacht gewijd aan een onderzoek van B. BLOCH, dat in de laatste jaren veel opgang heeft gemaakt. BLOCH toonde namelijk aan, dat huidsneden in dioxyphenyl-aminopropionzuur (afgekort *dopa* genaamd) gelegd, een donkerbruine kleur vertoonden en hij schreef deze reactie toe aan de aanwezigheid van een thermolabiel oxydeerend enzym, de z.g. *dopa-oxydase*. Zooals LIGNAC (en vóór hem reeds anderen) vonden, bleek deze reactie der epidermiscellen, op een oxydeerend vermogen berustend, zich niet te beperken tot dioxyphenyl-aminopropionzuur, doch ook te gelden tegenover allerlei andere dioxyphenolen. Bovendien toonde LIGNAC aan, dat gekookte, of in formol of alkohol gefixeerde ongekleurde cellen van het rete Malpighi der huid (niet de cellen van het corium) — wanneer ze bij aanwezigheid van zuurstof eenigen tijd tot 56° waren verwarmd, — spontaan melanine vormden. Hetzelfde geschiedde bij de werking van chemisch werkzame stralen. Het *praepigment* van deze huidcellen is dus een gemakkelijk oxydeerbare en voor licht gevoelige stof. Ook deze lichtgevoeligheid berust vermoedelijk op de oxydeerbaarheid, want onder

invloed van de ultraviolette stralen kan waterstof-peroxyd uit water worden gevormd. De positieve reactie na voorafgaand koken van het weefsel, maakt het niet aanneembaar, dat bij deze oxydatie in de cellen een enzym werkzaam is.

Het *praepigment* kan zilvernitraat reduceeren. Door onttrekking van het zilverneerslag in de cellen met een verdunde oplossing van cyaankalium kon bewezen worden, dat het werkelijk ook ongepigmenteerde cellen zijn, waar het zilver is afgezet. Doch ook de melanine kan een zilvernitraat oplossing reduceeren.

Bij versterkte oxydatie door waterstof-peroxyde wordt het pigment echter weer ontleed tot een kleurlooze phase, die geen reductie van zilvernitraat meer vertoont. Een dergelijk begin van pigment-afbraak werd door LIGNAC in de regionale lymphklieren waargenomen, terwijl het in de huid alleen kunstmatig door waterstof-peroxyd kan worden opgewekt. De schrijver vermoedt, dat de chromatophoren, die men in het corium vaak in de omgeving van lymphspleten en bloedvaten ziet liggen, het pigment uit de huid vermogen af te voeren. Zooals reeds werd vermeld, heeft hij in het corium nimmer het praepigment kunnen aantoonen.

Over den aard van het melanine, dat volstrekt niet in de geheele dierenreeks dezelfde samenstelling behoeft te hebben, worden eenige proeven en beschouwingen vermeld, die den schrijver tot de opvatting brengen, dat het praepigment in de huid vermoedelijk tot de aromatische lichamen met twee OH-groepen in ortho- of para-plaats behoort, welke bij oxydatie in gekleurde chinonen overgaan.

M. A. VAN HERWERDEN.

# THE COLOURFACTORS OF THE SEEDCOAT IN PHASEOLUS VULGARIS L. AND IN PH. MULTIFLORUS WILLD.

by M. J. SIRKS.  
(with 3 coloured plates).

Researches into the various genetic factors, responsible for the different colours and patterns in the seedcoats of *Phaseolus vulgaris* L. and of *Ph. multiflorus* Willd. have already been published by several writers. These researches may be divided into two groups, considering the different ways, by which the results have been obtained.

In the first place it will be possible to study these factors by means of artificial hybridizations between plants, belonging to different races of one of these species or by species-crossing and analyzing the resulting  $F_2$ -generations; if necessary the  $F_3$ - and further generations may be cultivated as well. In this way the differences in genotypic constitutions of both parents may be found out, as papers of MENDEL (1865), TSCHERMAK (1901, 1902, 1904, 1912), EMERSON (1902, 1904, 1909 a and b), SHULL (1908), SHAW and NORTON (1918), TIEBES and KOOIMAN (1919, 1921) and KOOIMAN (1920) have shown. A great many genetic factors have been discovered by these authors. The artificial hybridization of gardenbeans however is not at all easy, as TSCHERMAK (1901, p. 706) first has pointed out; only a small percentage of crossings will give good results. And in the scarlet-runnerbean artificial crossing seems to be still more difficult.

Therefore another way may be gone with sufficient results: in *Phaseolus* spontaneous hybridization is rather frequent and its products supply us with an excellent material for the study of the genetic factors. In these cases one of the parents only, the motherplant, is known with certainty, but the fatherplant can be indicated frequently with more



or less probability, and moreover in many cases it is perfectly immaterial in these researches that the fatherplant is unknown. For all crosses, made with a white-seeded plant as one of the parents, have the same shortcoming because of the uncertainty in its genotypic constitution of this white plant; one and the same white race of beans may contain plants very different in factorial constitution with regard to the seedcoat-characters; as now known a white-seeded plant is white because of lacking a certain groundfactor, but it may contain a great many other factors, that remain invisible because of the absence of the groundfactor. Thus spontaneous hybridization may offer to us a very welcome subsidiary material for researches; their analysis has been applied by KAJANUS (1914), LUNDBERG and AAKERMAN (1917), TJEJBES and KOOIMAN (1919), SIRKS (1920). Such an analysis is only complete, if all seeds from an  $F_1$ -plant, that originated by spontaneous hybridization, are available and accordingly the *whole*  $F_2$ - and following generations can be grown; only the papers of LUNDBERG and AAKERMAN and my own have been worked out in this manner; KAJANUS as also TJEJBES and KOOIMAN have derived their materials from only one seed with a seedcoat divergent from those of the race of origin. Of course this seed had been developed upon an  $F_1$ -plant, and the embryo contained in it, was thus an  $F_2$ -individual. This does not necessarily involve an essential fault, so less as the little number of  $F_2$ -individuals gives in simple cases only a sufficient result, but notwithstanding a danger remains and an important difficulty may not be disregarded. The posterity of this seed, grown as  $F_3$ -generation, may be wholly uniform, and in that case its importance for a genotypic analysis of the parents fails, and secondly this  $F_2$ -individual will in most cases possess only a part of the whole number of genetic factors, that was present in the  $F_1$ -plant and so in the  $F_2$ -generation. It will be even conceivable, that the  $F_2$ -plant grown, lacks all seedcoatfactors present in the known motherplant, and the analysis of its  $F_3$ -generation will be therefore very deceiving. In many cases growing the *whole*  $F_2$ -generation is necessary, and growing the *whole* number of  $F_3$ -families obtained very much desired for founding sound conclusions.

In this paper a review will be given of the results obtained by previous authors and of the genetic factors for the seedcoatcolours

in the species above named, as established by them; results of newly grown artificial and spontaneous crossings will build the second part. The previous literature is arranged according to the factors, discussed therein; the results of my own researches will be given in connection with the crosses, by which they have been detected.

## PREVIOUS LITERATURE.

### a. *PHASEOLUS VULGARIS*.

In his classic paper MENDEL (1865) has already given some notes upon the results of a cross between *Ph. vulgaris* (*Ph. nanus* L.) as mother and *Ph. multiflorus* Willd. as the male plant. The firstnamed species had white seedcoats, the father showed seeds with a black spotted and marbled pattern upon a peach-red groundcolour. The seeds of the hybrid were like those of the fatherplant; in the  $F_2$ -generation 30 coloured and only one white plants were obtained and this proportion encouraged the genius of MENDEL to establish the now well-known principle of polymeric factors, „if only we might assume that colour of the flowers and seeds of *P. multiflorus* is a combination of two or more entirely independent colours, which individually act like any other constant character in the plant". MENDEL's rather scarce materials were not sufficient for a more detailed analysis and a more conclusive exposure.

In the first year after the reviving of mendelism, TSCHERMAK as first has tried to obtain numerical proportions from his bean-crossings; a number of papers has been published since by this author relative to these researches. His first contribution (1901) to our knowledge of these colourfactors had only the  $F_1$ -generations in view, and the value of the characters, in which both parents were different; the  $F_2$ -cultures and the numerical proportions resulting from them, were published in 1902. Summarizing papers, giving more new data, have appeared in 1904, and later on, in 1912. With regard to the pair of factors: coloured-white, his results in a very extensive material followed the mendelian proportion 3:1, not only for the whole of his cultures, but also in regard to these cultures, as taken one for one. He found indeed in some of his  $F_2$ -families from crossings between coloured and white races 488 coloured against 161 white

plants; in c-w-splitting  $F_3$ -families 596c : 177w and in c-w-splitting  $F_4$ -cultures 226 coloured: 78 white plants, or totals of 1310 coloured: 416 whites, or 3.15:1. In 1912 TSCHERMAK has indicated this chromogenic groundfactor, the absence of which makes the seedcoat white, while presence or absence of other colourfactors is of no importance, as A. And EMERSON has published like results in his papers (1902, 1904, 1909 a and b), that form excellent complements to TSCHERMAK's researches. Crosses between coloured and white-seeded plants in *Phaseolus vulgaris* gave in his cultures in  $F_1$  always coloured seedcoats, in  $F_2$  280 with and 111 without pigmentation, and in splitting  $F_3$ -families 191 coloured 70 white plants. Nearly a 3:1- proportion, that led EMERSON to the conclusion of the presence of a factor P for pigmentation: p or the absence of P giving white seedcoats. This factor has since been found by SHULL, SHAW and NORTON and myself and indicated as P; TJEBBES and KOOIMAN (1919) named it F and KOOIMAN (1920) again A. With regard to its absence all authors are unanimous; while it remains uncertain, if its presence without the other colourfactors, involves any observable result. TSCHERMAK (1912) ascribes to the unaccompanied presence of his chromogenic groundfactor a yellowbrown colour (as shown by his yellowish brown race „Non plus ultra" with formula Abcm), while EMERSON (1909, p. 100) is of another opposite opinion: crossing of two coloured beans, that have no common colourfactors, may lead to the birth of a certain percentage of white-seeded  $F_2$ -plants, as in these cases the white colour is caused by the absence of all pigment-building factors and presence of the P-factor only. Crossing a white bean, produced in this way with another white one, that lacks the factor for pigmentation, but possesses other colourfactors, will give therefore a coloured  $F_1$ -generation. And SHAW and NORTON (1918, p. 65) have obtained indeed a coloured posterity by crossing two whites (Davis Wax  $\times$  Michigan White Wax). It may be regretted, that they have, as far as I know, not yet published more detailed results about the posterities, grown from this important hybrid. The existence of two types of white-seeded plants implies that not all  $F_2$ -generations from a coloured-white crossing will segregate according to 3:1; if the white parent (p) has not all other factors in common with the

coloured (P). one, the proportions in  $F_2$  will vary from 2.4:1 to 3:1, dependant on the presence of a few or more factors in both parents ( $Pa B \times pAb$  for instance will segregate in  $F_2$  in the proportion 45 coloured:19 white). White beans lacking the P-factor as also the other colourfactors, will show a segregation when crossed with coloured ones, between 1.3 coloured:1 white and 3 coloured:1 white (e. g.  $PA \times pa$  gives in  $F_2$  9 coloured:7 white plants). And finally the splitting after crossing of a white plant, possessing the P-factor but without the other ones, and a coloured bean, will show proportions between  $\infty$ :1 and 3:1; these proportions follow the scheme of polymeric factors 3:1, 15:1, 63:1 and so on.

2. The second character, studied first by TSCHERMAK and since by other writers also, is that of the marble-pattern. In the researches, relating to this character, an essential difference between two types of marbled patterns was discovered. In crossings between beans with marbling as a constant racial character, and self-coloured plants, the marble pattern is dominant, with a segregation of 3 marbled: 1 selfcoloured in the  $F_2$ -generation (TSCHERMAK 58:20, EMERSON 331:124, TIEBES and KOOIMAN 69:22, 130:51 a. o.). But besides the action of this dominant racial character, marbling was found by TSCHERMAK in his first crosses already to appear in another genetic form: some crosses between selfcoloured and white plants gave as „novum” a marbled  $F_1$ -generation and in these cases the segregation in  $F_2$ -families showed to be 1:1, for he found in these cultures 284 marbled: 263 selfcoloured, in  $F_3$ -families 218 m:234 s and in  $F_4$ 's 91 m:93 s or as totals 593 marbled plants: 590 selfcoloured ones. In his  $F_3$  and  $F_4$ -cultures no one marbled individual gave a uniform posterity: all families descended from marbled  $F_2$ - and  $F_3$ -plants segregated according to the proportion 1:1. In crossings, giving whites besides coloured descendants, the proportions were 6 marbled: 6 selfcoloured: 4 white plants. Moreover this eversporting marbling was observed in crosses between two selfcoloured individuals, as (TSCHERMAK 1904, p. 34 of the separate) the uniform black race „Schwarzer Neger” crossed with the light yellowish brown „Hundert für Eine”. SHAW and NORTON (1918, p. 71) have obtained in their crosses between Blue Pod Butter, with a yellowish brown seedcoat, and

other uniformly coloured races,  $F_1$ -generations with marbled seeds and segregating in  $F_2$  into 1 marbled : 1 selfcoloured (for example 237 m : 239 s).

In addition to this KOOIMAN (1920, p. 36 ff.) reports to have found that not all  $F_3$ -families, descended from marbled  $F_2$ -plants, show this 1 : 1-proportion. His  $F_2$ -family segregated into 75 marbled : 71 self coloured individuals, but among the  $F_3$ -cultures a great many splitted up according to 2 : 1 (46 marbled : 26 uniformly coloured), so that  $66\frac{2}{3}$  of the total had marbled seedcoats, while in other  $F_3$ -families the percentage of marbled individuals was 53.30%, in still others 50%.

The discussions of this phenomenon have gone through a great many changes. At the beginning both types of marbling: the constant and the eversporting form were sharply separated; the firstmentioned type was caused in TSCHERMAKS opinion by only one dominant mendelian factor; the other was an eversporting character, called up from a state of latency, in which it was present in the uniformly coloured race. Afterwards (1908) SHULL has supposed this latent character as being present in the white parent, and this factor M would be observable in heterozygotic condition only; M M as also m m-individuals are therefore uniformly coloured, M m-individuals are marbled. Constant marbling was in his opinion caused by a separate dominant factor. EMERSON had at first accepted this hypothesis as proposed by SHULL, but in a later paper (1909 b) he has changed his opinion and preferred another hypothesis, the proposal of which had been made by SPILLMAN. This author thinks, that races with constant marbling may possess two factors in absolute linkage, that would remain always together in the gametes; being separated from each other these factors would be invisible.

Thus three forms of selfcoloured beans could exist: one with one of these marbling factors, but lacking the other; a second type possessing the other, but missing the first one and as third case a bean, in which both factors fail. If we call with EMERSON these factors Y and Z, so in collaboration with the pigmentation-factor P four types of coloured and four types of white beans may exist, viz.:

1 P Y Z = marbled.

2 P Y z = selfcoloured, with one latent marbling factor.

3 P y Z = selfcoloured, the other marbling factor being latent.

4 P y' z = selfcoloured, both marbling factors being absent.

5 p Y Z = white, with both marbling factors latent.

6 p Y z = white, with one latent marbling factor.

7 p y Z = white, the other marbling factor being latent.

8 p y z = white, without any marbling factor.

In this hypothesis of SPILLMAN both types of marbling are taken together; one possessing both absolutely linked factors X and Y in a permanent state, giving thus by their collaboration a constant marbling and pretending the presence of only one dominant factor; the other, inconstant type of marbling would result after crossing two selfcoloured races (or a white race with a selfcoloured one), each of which possesses one of these two factors X or Y. EMERSON did not emphasize the absolute repulsion, that must take action in these crossings, a supposition necessary for an explanation of the numerical proportions (1:2:1) resulting in the F<sub>2</sub>-generation. This supposition however seems to be very well tolerable if the cases known from other researches about coupling and repulsion are taken into consideration.

To this seemingly very plausible hypothesis KOOIMAN has objected, that by it the numerical proportions in some of his F<sub>3</sub>-families cannot be explained (he observed sometimes 66.60% of marbled, in other cases 53.30% of marbled individuals in the whole of coloured F<sub>3</sub>-plants). The firstmentioned proportion was apparent in families, that gave a great number of whites; the segregation followed almost along 1 selfcoloured: 2 marbled: 1 white. The families with 53.30% of marbled individuals showed a segregation of 8 marbled: 7 selfcoloured: 1 white. From these results, KOOIMAN has derived as his opinion, that inconstant marbling may be caused by a special chromogenic factor in a heterozygotic state. He calls A the groundfactor for pigmentation, that alone causes a white seedcoat, but is necessary for the appearance of other colour factors, that remain invisible, if A is absent. A chromogenic factor B gives in collaboration with A a coloured seedcoat, with exception of a small ring around the navel. If only A and B are present, the seedcoat is light lemoncoloured. This chromogenic factor B in KOOIMAN'S opinion would cause in heterozygotic state the inconstant marbling. The F<sub>2</sub>-generations from a

hybrid  $A A B b$  segregate into three groups : 1  $A A B B$  : 2  $A A B b$  : 1  $A A b b$  or 1 selfcoloured : 2 marbled : 1 white. Segregations from an  $A A B b C c$ -hybrid, in which  $C$  in collaboration with  $A$  causes a colouring of the whole seedcoat, the navelring inclusive, go according to 1  $A A B B C C$  : 2  $A A B B C c$  : 1  $A A B B c c$  : 2  $A A B b C C$  : 4  $A A B b C c$  : 2  $A A B b c c$  : 1  $A A b b C C$  : 2  $A A b b C c$  : 1  $A A b b c c$ ; these 16 combinations may be grouped into 8 marbled (all with  $B b$ ), 7 selfcoloured and 1 ( $A A b b c c$ ) white; thus a proportion of 8 marbled : 7 selfcoloured or 53.30% of marbled individuals. These results have led KOOIMAN to his opinion that the factor for constant marbling (called by him  $M$ ) would be of a character essentially different from his  $B$ -factor. This  $M$ -factor is dominant over the recessive uniformity in colour, and shows an  $F_2$ -segregation along 3 : 1.

Besides marbling as seedcoatpattern, another design is shown by some races: a striping, by which the colours are restrained to long, almost ellipsoïdical stripes with the navel in one of the long sides of these ellipses. This character also may be ascribed to one dominant factor, by most authors indicated as  $S$  with monohybridical segregation. TSCHERMAK believes this factor  $S$  to be hypostatic to the marbling factor  $M$ .

As last factor for special designs the factor or factors for eyedness may be mentioned. This peculiar colourpattern was studied by EMERSON; from his observations on its segregation he concluded to the existence of a pair of factors  $T$ - $t$ ;  $T$  causes the extension of the colour upon the whole seedcoat (totality); in  $t$ -individuals this colour is restrained to a relatively small part around the navel, as an eye of pigmentation. Totality of colour was dominant in  $F_1$ ; the  $F_2$  segregated into 3 total-coloured : 1 eyed individuals. Concerning this  $T$ -factor EMERSON suggested the possibility of its presence in white beans in a state of latency. Thus four genotypes may be found:  $PT$  = totally coloured;  $Pt$  = eyed,  $pT$  and  $pt$  whites, one with the other without the latent factor for total colouring.

Of course it will be possible, as EMERSON already has remarked, that more genetic factors are at work in the process of colourextension: for example besides  $P$ - $p$  and  $T$ - $t$  still another pair  $E$ - $e$ , that

causes the colourdevelopment in the eye itself. Thus eight different genotypic combinations may be realized: (1) P T E, (2) P T e, (3) P t E, (4) P t e, (5) p T E, (6) p T e, (7) p t E, and (8) p t e. Numbers 1 and 2 are totally coloured individuals (E is supposed to be hypostatic to T); eyed beans occur in number 3, and the other combinations 4—8 have white, colourless seeds. Besides the possibility remains, that different factors (E', E''), are to be accepted for the distinctive types of pigmentextension. For there are races of beans, that show within narrow limits of fluctuations, the pigment restrained to a very small spot around the navel, while in other races the pigmentextension occupies a third or more of the whole seedcoat. And this pigmentextension is an essential character of the race.

By the way it may be mentioned, that in *Vigna sinensis* also a factor for totality has been discovered (SPILLMAN 1913, MANN 1914, HARLAND 1919), leaving in its absence only a part of the seedcoat coloured, while the rest is white.

The further factors, as discovered in researches that have been published till now, are those concerning the various colours and colourintensities, so much characteristic for the seedcoats of *Phaseolus vulgaris*. TSCHERMAK in his earlier papers already has made an effort to divide both groups of coloured individuals: the marbled contained three colourdifferences (black, violet and brown) and these three groups occurred in the proportions of 9:3:4 (92 blackmarbled:33 violetmarbled:38 brownmarbled, thus in more precised proportion 9:3.23:3.72); the selfcoloured ones however showed the reverse proportion of 4 blacks:3 violets:9 brown (39 black:27 violet:101 brown, or 4:2.77:10.36). These results of TSCHERMAK's paper may be tabulated in this manner:

	pigmented 3	:	white 1
marbled 1	:	selfcoloured 1	
Bl. M. 9:V. M. 3:Br. M. 4.		Bl. S. 4:V. S. 3:Br. S. 9.	

A more detailed grouping of the colours met with a great many difficulties and uncertainties concerning the conclusions for the genotypic differences: a few proportions only (brownmarbled: yellowmarbled and full-black: brownish-black) showed to follow a simple mendelian relation 3:1 (30:8 and 29:10); in other cases the proportions of segregation were less clear. For explaining these



segregations, TSCHERMAK has suggested the existence of two colour-factors besides the groundfactor A, that is necessary for the appearance of colour in beans, viz. B causing a violet colouring, and C colouring in coöperation with A alone the seedcoat with a yellowish brown colour; B and C together with A, would give a black seedcoat. The factor B according to TSCHERMAK, may be divided into two components  $B_1$  and  $B_2$ ;  $B_1 B_2$  as also  $B_1 b_2$  giving a violet colour,  $b_1 B_2$  a red one.

EMERSON has, in the footsteps of SHULL, supposed four colour-changing factors to be present in various races of beans: O changing yellow into orange-brown, D giving darkbrown and B, changing darkbrown into black; R a factor causing a red colour, would be hypostatic to orange-brown, this orange-brown to the other colours a.s.o.

In later years KAJANUS (1914) has given some results of spontaneous crossings, without pointing out the factors concerned therein; LUNDBERG and AAKERMAN (1917) however did so in founding G as the factor for a yellowish-brown colour, and C as that for a chocolate-coloured seedcoat; their coöperation results into darkbrown, the absence of both of them yellowish white. Then  $c c g g$  = yellowish white,  $c c G G$  = yellowish brown,  $C C g g$  = chocolate and  $C C G G$  = darkbrown. Both these factors would segregate independently with a segregation in  $F_2$  of 9:3:3:1.

Researches on a large scale at the Massachusetts agricultural experiment station have enabled SHAW and NORTON (1918) to discover a many colourfactors: besides P, the groundfactor for pigmentation, two modifying factors M and  $M^1$  would give rise to two types of colouring; one, M, being present in the beans with yellow-black colours, the other  $M^1$  in those of the red series. In the authors opinion these factors are enzymes, and necessary for the existence of colours. Further the writers have found factors for black (G), for coffeebrown (F), for yellow (C), for darkred (E), lightred (D) and in one race (Creaseback) still another black factor X.

The papers of TIEBBES and KOOIMAN have also unveiled some colourfactors, present in various races of gardenbeans. In their first paper (1919) the cross between a common yellow-brown race and a violet-striped one was studied: the genotypic formula of

the first race was supposed to be FFBBss (F being the ground-factor for pigmentation, B giving the yellowish brown colour), that of the violet-striped bushbean of Prague would be FFBBSS; this S indicating a factor that prevents the brown colour in certain regions of the seedcoat from development and changes the remaining brown into violet. In later years (1921) the writers have changed their opinion concerning the functions of these factors: S would not influence B in the manner described above, but its presence alone results in the development of a violet colour, that is locally confined; these factors B, for the brown colour, and S for the violet stripes, show an absolute repulsion in the process of factorial segregation. Further TJEGBES and KOOIMAN have founded the factors Z (black colouring), Bl (blue) and V (corrosive factor causing a marbling and colourdiluting, that may be realised as a constant racial character).

The analysis of the posterity from a hybrid, spontaneously originated gave to me (1920) the possibility of concluding the existence of the following characters: P the groundfactor for coloured seedcoat, that in lonely presence develops a yellowish colour; G the factor for yellowish-brown colour; L a factor for darkbrown; V a factor for violet colour, being hypostatic to the L-factor; Gr a factor, that gives a grey glow in addition to the other colours, B a factor changing violet into blue, and S a factor for stripes, that restricts the blue, violet and grey colours into stripes. Some of these factors seemed to be linked somehow.

In another paper concerning this subject, KOOIMAN (1920) has suggested the existence of still other factors in the seedcoats of *Phaseolus vulgaris*: A the groundfactor for colourdevelopment, Ba factor that gives a total colouring of the seedcoat, a small ring around the navel excepted, if presence of A makes a coöperation possible; beans with both factors A and B are lemon-yellow. C is a factor that together with A colours the whole seedcoat, the navelring included in a brownish colour, while D in presence of A and absence of B and C causes a brown colour of the navelring only, and an almost unobservable grey dotting on the remainder of the seedcoat. Besides these factors, others still are discovered by KOOIMAN: two factors that influence the intensity of the other colours: E intensifying the brown colours, and F that gives a

violet or grey glow upon them. The B-factor would then, in KOOIMAN's opinion, in heterozygotic state cause the inconstant, ever sporting marbled pattern.

#### b. PHASEOLUS MULTIFLORUS.

About the colourfactors in the seedcoat of the scarlet-runnerbean and its varieties, our knowledge is more restrained and still less clear than it is concerning *Ph. vulgaris*. Besides brief and very incomplete communications of FERMOND and of KOERNICKE (as cited by FRUWIRTH 1919. p. 189), there is an observation of REINKE (1915), that would show the white colour as being dominant over the colouring of the seedcoat; because of the important cross-fertilization in this species (surpassing to a high degree that of the common gardenbean), some doubts about such an observation should always be held. Further indications may be found in the papers, mentioned above, of MENDEL and of TSCHERMAK, who gave (1912. p. 223) some numbers of segregation showing how uniformly coloured  $F_2$ - and  $F_3$ -individuals may give a descendance of marbled and of selfcoloured plants, in proportions near 3:1, while brown-marbled would segregate still blackmarbled, totally blacks and totally violets, and the violet selfcoloured ones gave some descendants with black seedcoats. Coloured seedcoats would, according to TSCHERMAK be dominant over the absence of colour, or whites. And last, TJEBBES and KOOIMAN (1919. p. 334). have told us about a hybrid between the constant marbled *Ph. multiflorus* (black pattern on a violet groundcolour) and a white seeded *Ph. vulgaris*, from which in  $F_2$  a.o. constant-marbled, marbled heterozygotes, constant selfcoloured and segregating selfcoloured individuals descended. The heterozygotes segregated along 3:1.

The complexity of these results and the want of clearness concerning the genotypic factors at work in the seedcoats of these species, made a renewed research very desirable, chiefly in collecting many and precise numbers of segregation in relatively simple crosses. In the present paper these researches are treated in connection with the conclusions, derived from them.

## NEW RESEARCHES.

## a. PHASEOLUS VULGARIS.

The materials, considered in this paper, came for a part from hybrids artificially obtained, partly from  $F_1$ -individuals that took their origin by spontaneous hybridization. In the first case it was very easy to grow the whole  $F_2$ -generation; in the other cases also the *whole* posterity of an  $F_1$ -individual was taken into cultivation. Part of these materials were obtained by the aid of others: Messrs C. J. Droogendijk (The Hague), J. D. Koeslag (Wageningen), Prof. H. Mayer Gmelin (Wageningen) and N. Raap (Anna Paulowna, N.H.) have supplied me friendly with some hybrids.

The pure races, that have been used in these hybridizations, are:

1. „Witte” (white) beans with a shining white seedcoat, lacking a navelring;
2. „Citroen” (lemon) beans, lemoncoloured, without or at most with a blueish navelring (pl. II, fig. 22);
3. „Wagenaars” have a seedcoat, that immediately after harvesting, is lemon-coloured with a brown navelring, but soon the lemoncolour changes into greyish yellow and a year afterwards the seeds are entirely yellowish-brown (pl. II, fig. 18);
4. „Bruine” (brown) from the moment of ripening yellowish brown on the whole seedcoat and a brown navelring (pl. II, fig. 25);
5. „Rotjes”, a race characterised by a grey-brown seedcolour, that can be discerned in two types: a dark grey-brown (pl. II, fig. 23) and a less intense grey-brown type (pl. II, fig. 24);
6. „Zwarte” (black) with a pure black seedcoat (pl. II, fig. 16);
7. „Kievits” (lapwing) with a constant reddish violet marbling upon a yellowish groundcolour as racial character (pl. II, fig. 21).

Of course in the cultures from artificially obtained hybrids only, both parents were known with certainty; a great many spontaneous hybrids however showed in their posterities proportions of segregation, that were wholly parallel to those from artificial hybrids, and on this ground their descent gave strong indi-

cations for a certain race as being the fatherplant sought after. In these cases the results of spontaneous crosses are taken together with those of artificial hybrids.

### 1. CROSS OF CITROEN $\times$ WAGENAAR.

The hybrid obtained between these two races showed the same phaenotype as the Wagenaar: brown navelring and soon colour-changing into brown of the remainder of the seedcoat were dominant. Two families obtained from artificial crossings and one from a spontaneous hybrid came into cultivation; in all cases the Citroen-race was the mother. The segregations in the  $F_2$ -families gave the following numbers of frequency:

Family		Wagenaar-type	Citroen-type	Totals	Proportion in a total of 4
997	Artif. hybr.	33	8	41	3.21 : 0.79
1033	Artif. hybr.	25	9	34	2.99 : 1.01
1034	Spont. hybr.	41	13	54	3.03 : 0.97
	Total	99	30	129	3.06 : 0.94

The segregation follows in a sufficient way the scheme of a monohybrid; the difference between the two races depends upon the presence of a single factor in the Wagenaar, perhaps the same factor, as that indicated by KOOIMAN as D.

### 2. CROSS OF WAGENAAR $\times$ BRUINE.

The yellowish brown colour of the „Bruine” showed to dominate over the yellow Wagenaar-seedcoat; the  $F_1$ -individuals could not be discerned from the brown race. Two  $F_2$ -families were grown: one originated from an artificial cross, made by Mr. C. J. DROOGENDIJK, the other from a spontaneous hybrid, found as such in a culture of Wagenaar-beans. Some  $F_3$  families, that came from the firstmentioned  $F_2$ -plant and showed the same segregation, may also be taken into consideration and tabulated together:

(Cf table page 111)

Three more  $F_3$ -posterities, grown from  $F_2$ -individuals after artificial hybridization, contained only brownseeded plants (34, 23 and 46); the two Wagenaar-like  $F_2$ -plants gave only Wagenaarseeded

Family		Brown	Wagenaar	Total	Proportion in a total of 4:
Artif. hybr. $F_1$		8	2	10	3.20 : 0.80
1920. 763	$F_1$	33	9	42	3.14 : 0.86
764	$F_1$	38	10	48	3.17 : 0.83
767	$F_1$	61	26	87	2.80 : 1.20
768	$F_3$	33	12	45	2.93 : 1.07
769	$F_3$	35	8	43	3.25 : 0.75
1921. 1038.	Spont. hybr. $F^2$	32	10	42	1.04 : 0.96
		240	77	317	3.02 : 0.98

descendants (33 and 40) with one exception: a brownseeded plant, that was a new spontaneous hybrid.

The numerical proportions allow concluding to a monohybrid nature of the  $F_1$ ; a single dominant factor being present in the brown race, absent in the Wagenaar, and probably the same factor as that, mentioned in my previous paper as G, perhaps also the same as KOOIMANS C.

### 3. CROSS CITROEN $\times$ BRUINE.

In connection with the results, obtained in the two crosses above, the hybrid Citroen  $\times$  Bruine was expected to be a dihybrid, segregating according to the scheme 12 brown : 3 wagenaar : 1 citroen, because of the epistasis, according to KOOIMAN, of his factor C (G) for brown seedcoat and brown navelring over the factor D, that causes a brown colour in the navelring only. Individuals with C alone could not be discerned phaenotypically from the CD-plants. The segregation observed however gave other numerical proportions: in some cases the  $F_2$  splitted in only two groups, viz. 3 brown : 1 lemoncoloured, while in others the three phaenotypical groups appeared indeed, but in numbers that deviate strongly from the expected 12 : 3 : 1-proportion. These two groups may be separated in tabular form:

(Cf table page 112).

The monohybrid character of this segregation is beyond doubt; the brown race used in these crosses possessed only one factor that was absent in the lemoncoloured Citroen-individuals.

*Monohybrid segregation.*

Family	Brown.	Citroen.	Total.	Proportion in a total of 4.
990 Artif. hybr.	3	1	4	3.0 : 1.0
1002 " "	30	7	37	3.24 : 0.76
996 Spont. hybr.	10	3	13	3.08 : 0.92
1003 " "	5	5	10	2 : 2
	48	16	64	3.0 : 1.0

*Dihybrid segregation.*

Family	Brown.	Wagenaar	Citroen	Total.	Proportion in a total of 16.
987 Artif. hybr.	20	4	10	34	9.41 : 1.88 : 4.71
991 " "	9	2	3	14	10.28 : 2.29 : 3.43
993 Spont. hybr.	20	10	8	38	8.42 : 4.21 : 3.37
999 " "	17	5	9	31	8.80 : 2.58 : 4.62
1004 " "	14	4	3	21	10.67 : 3.05 : 2.28
Total	80	25	33	138	9.28 : 2.90 : 3.82

The results are not at all in agreement with the expected proportion 12:3:1; in all families the numbers of the groups are in defiance of this theoretical supposition. They come nearer to the scheme 9:3:4 and induce thus to another hypothesis, that will be given below in connection with the results from other crosses.

4. CROSS OF CITROEN  $\times$  ROTJES.

As indicated above, the race known as „Rotjes” is not always uniform; darker and lighter types of greyish brown can in most cases be discerned. The colour can also come nearer to a reddish brown; besides individuals with a brown navelring, sometimes, though somewhat rarely, others without this racial character appear in cultures of this race. The cause of this mixture of types is for the greater part to be found in the difficulty of discerning them; if spontaneous hybridization has occurred, its results will in most cases remain unobserved, and the hybrids will find occasion to propagation and segregation, while in other races with

light-coloured seedcoats these crosses are soon detected and may be removed. The grey colour, characteristic for the race „Rotjes” covers all other colours in a high degree, so that only a very sharp selection may discover the differences of types.

The cross Citroen ♀ × Rotjes ♂ (greyish brown as in plate II Fig. 23) was cultivated in only one family; besides two spontaneous hybrids found in a culture of the lemoncoloured race, gave posterities of a wholly analogical composition. The F<sub>1</sub>-individuals were of a reddish brown; the F<sub>2</sub>-generations divided into 8 phaenotypically different groups: I dark redbrown, Ia redbrown (like F<sub>1</sub>), II dark greybrown, IIa greybrown (all with a brown navelring), III greybrown with uncoloured or blue navelring, IV yellowbron as the brownseeded race „Bruine”, V Wagenaar-type (yellow with brown navelring) and VI lemoncoloured Citroen-type (without navelring). The types I, II and III are figured in pl. I. figs. 3, 4 and 7; the remaining three agree entirely with fig. 25, 18 and 22 of pl. II. Above those, still two plants with reddish brown seedcoat like that of the F<sub>1</sub> were selected from a culture of the Rotjes-race; they gave progenies segregating in the same way, so that as their father a plant of the Citroen-race may be indicated with a very high probability.

The frequency of the various types in F<sub>2</sub> may be found in the following table:

Type	Ia	Ib	IIa	IIb	III	IV	V	IV	Total
988. Artif hybr.	5	5	1	3	6	3	1	2	26
994. Spont. hybr. from Citroen	2	7	1	2	11	2	2	3	30
1005. " " " "	1	3	—	1	1	2	—	1	9
1006. " " " Rotjes	3	3	—	—	3	3	2	1	15
1015. " " " "	6	11	2	4	2	2	—	5	32
	17	29	4	10	23	12	5	12	112
	46		14		23	12	5	12	

If the groups Ia with Ib and IIa with IIb are taken together, the segregation shows immediately to be a triheterozygotic: part of the individuals in the F<sub>2</sub> possess the factor for grey (probably the L-factor, as indicated in my previous paper) while the remain-



der is missing this factor; a part of them have a brown navelring (D) the others have not; some show the presence of the factor for a totally yellowish brown seedcoat (G), in the others this factor is absent. Thus the  $F_1$ -individuals had as genotypic formula  $G g D d L l$  and the  $F_2$ -generations would thereby be composed of 8 types of individuals (when homozygotic or heterozygotic presence of a factor is supposed to give the same phaenotype): 1) 27 G D L, 2) 9 G D l, 3) 9 G d L, 4) 9 g D L, 5) 3 G d l, 6) 3 g D l, 7) 3 g d L and 8) 1 g d L. On the supposition, that the three factors mentioned (G for the yellowish brown seedcoat, D for the brown colour of the navelring, and L for the grey colour) segregate independently from each other, the numbers observed in the  $F_2$ -families give a very strong indication for the hypothesis, that the G-factor can become visible only if the D-factor is also present; in other cases the G-factor may be present but remains in cryptomeric (latent) position. If this may be supposed, the phaenotypes of group 1 ( $\frac{27}{64}$  of the whole number) would be reddish-brown (type I), of group 2 yellowbrown (type IV), of groups 3 and 7 grey with uncoloured navelring (type III), group 4 grey-brown (type II), groups 5 and 8 lemoncoloured (type VI) and group 6 Wagenaar-type (type V).

A comparison of the numbers observed with the proportions that were expected on this hypothesis, may be given here:

Type	I	II	III	IV	V	VI
Genotypes	G DL	g DL	G d L and g d L	G D l	g D l	Gdl and g dl.
Theoret. proportion	$\frac{27}{64}$	$\frac{9}{64}$	$\frac{9}{64} + \frac{3}{64}$	$\frac{9}{64}$	$\frac{3}{64}$	$\frac{3}{64} + \frac{1}{64}$
Expected	47.25	15.75	21.0	15.75	5.25	7.0
Observed	45	14	23	12	5	12

The phaenotypic differences, by which group I a could be discerned from group I b, as also II a from II b, have probably their ground in the incomplete dominance of the L-factor; if LL-individuals would show a darker intensity of colour than the heterozygous Ll-plants, this difference will be observable among the individuals of types I, II and III, so that these groups can be

divided again in two parts ( $1/3$  and  $2/3$ ). In groups I and II this division was tried with more or less result: I a contained 17, I b 29 individuals (theoretical 15.75:31.5), while II a with 4 and II b with 10 individuals come near to the expectation 5.25:10.5. In group III a further distinction of types was rather impossible.

#### 5. CROSS OF BRUINE $\times$ ROTJES.

Two families of artificially obtained hybrids between greybrown Rotjes and Bruine came into cultivation; two families originating from red-brown individuals found in a Rotjes-culture and showing a segregation parallel to that of the other plants, six families of artificial hybrids Bruine  $\times$  Rotjes and eight families of redbrown spontaneous hybrids, found in a culture of the yellowbrown „Bruine”. These 18  $F_2$ -families could be classified in the same manner as those of the previous cross and gave so the following numbers of individuals per type:

Family	Type	Ia	Ib	IIa	IIb	III	IV	V	VI	Total
1012	Artif hybr. from Rotjes	4	9	2	3	—	4	2	—	24
1013	„ „ „ „	3	7	3	5	—	4	1	—	23
1014	Spont. hybr. „ „	1	5	2	3	—	2	—	—	13
1016	„ „ „ „	2	4	1	2	—	1	—	—	10
1018	Artif hybr. from Bruine	2	4	2	1	—	4	—	—	13
1019	„ „ „ „	3	13	5	9	—	7	1	—	38
1085	„ „ „ „	4	7	1	6	—	11	—	—	29
1086	„ „ „ „	6	14	2	1	—	4	—	—	27
1087	„ „ „ „	2	9	3	1	—	4	—	—	19
1100	„ „ „ „	1	1	—	—	—	1	—	—	3
1021	Spont. hybr. „ „	7	15	3	4	—	4	1	—	34
1022	„ „ „ „	4	14	2	2	—	7	2	—	31
1088	„ „ „ „	3	3	1	3	—	5	—	—	15
1089	„ „ „ „	2	7	1	—	—	1	1	—	12
1090	„ „ „ „	3	9	1	—	—	2	3	—	18
1103	„ „ „ „	—	5	1	3	—	3	1	—	13
1104	„ „ „ „	2	1	—	1	—	1	1	—	5
1105	„ „ „ „	3	7	1	4	—	3	—	—	18
		52	134	31	47	—	68	13		345
		186		78		—	68	13	—	

Both types lacking the D-factor (III and VI) are absent; while the other types come very near to the proportions, that are expected according to the 9:3:3:1- scheme of segregation. In a total number of 345 this expectation would be  $194\frac{1}{16} : 64\frac{11}{16} : 64\frac{11}{16} : 21\frac{9}{16}$ ; the numbers observed were 186:78:68:13. The division into groups I a and I b, II a and II b however is here somewhat deviating from the expectation; the difficulty of discerning these types will be cause of this deviation.

The genotypic formula of the greybrown beans, called „Rotjes”, may thus be written in keeping with the results of the previous cross, as  $gg\ D\ D\ L\ L$ ; that of the gellow-brown race „Bruine” is, here also  $G\ G\ D\ D\ l\ l$ . The reddish brown hybrid is a diheterozygote  $G\ g\ D\ D\ L\ l$ , and the  $F_2$ -generation segregates into  $9\ G\ D\ L : 3\ G\ D\ l : 3\ g\ D\ L : 1\ g\ D\ l$ .

In addition to these families, the segregation of which is entirely in harmony with the theoretical suppositions, in a culture of yellow-brown beans an individual was found with grey-brown seedcoats; its posterity (family 1027) showed a segregation into 4 individuals of type II and 2 of type V. It may be supposed that the mother of this spontaneously born hybrid was a  $G\ g\ D\ D\ l\ l$ -heterozygote, that has given with a  $g\ g\ D\ D\ L\ L$ -father an  $F_1$ -individual of the genotypic constitution  $g\ g\ D\ D\ L\ l$ . The mother-plant had been lost and thereby its posterity could not be grown; a decision about its heterozygous nature being thus impossible.

#### 6. OFFSPRING OF OTHER ABNORMAL PLANTS, FOUND IN „ROTJES”.

Some other plants with abnormally coloured seedcoats, found in cultures of the race „Rotjes,” gave as descendants four families, showing a segregation more or less parallel to those of the previous crosses. One of them had grey-brown seedcoats without the brown navelring, while the three others had reddish brown seedcoats. The segregations could be classified in the same groups as in the preceding cases:

(Cf Table page 117.)

The motherplant of family 992 with  $g\ g\ d\ d\ L\ l$  as genotypic formula took thus its origin from two gametes  $g\ d\ L$  and  $g\ d\ l$ , either by spontaneous crossing of a phaenotypically identical  $g\ g\ d\ d\ L\ L$  with a lemoncoloured ( $g\ g\ d\ d\ l\ l$ ) father, or as off-

Type	I	II	III	IV	V	VI	Total	Supposed formula
992 greybrown without navelring	—	—	26	—	—	7	33	gg dd Ll
1007 reddish brown	11	2	—	—	—	—	13	Gg DDLL
1008 reddish brown	6	2	4	—	—	—	12	Gg Dd LL
1009 reddish brown	7	2	—	—	—	—	9	Gg DDLL

spring of a product of segregation after a previous, more complicated crossing. The family 1008 will have descended from a cross  $gg DDLL \times GG ddLL$ , both greybrown parents (one with, the other without navelring) and the origin of families 1007 and 1009 may have been a cross between  $GG DDLL$  and  $gg DDLL$ . In every case, the results obtained are not in defiance of the suppositions given above.

#### 7. CROSS OF CITROEN $\times$ KIEVITS.

The so-called „Kievits“-race (kievit = lapwing), pl. II fig. 21, is characterized by a reddish violet marbling on the seedcoat, that has a yellow-white groundcolour; this marbling however does not show any regularity in the distribution of the violet colour, as does the violet striping in other races; but it is a constant racial character like this, and may not be confounded with the inconstant, eversporting marbled type. The other parent of these crosses was the lemoncoloured Citroen-race, mentioned above, with a yellow seedcoat without navelring (pl. II, fig. 22). By means of artificial crossing the hybrid was obtained in 3  $F_1$  individuals (2 Citroen  $\varnothing \times$  Kievits  $\sigma$  and 1 reciprocal). Besides two plants were found in a culture of the Kievits-race that showed to have a seedcoat identical with that of these  $F_1$ -plants and by their manner of segregation to have been born from a spontaneous crossing with Citroen as the father, and last two plants from the Citroen-Race that took their origin from a spontaneous fertilization by Kievits-pollen.

The seedcoat of these  $F_1$ -individuals (pl. I. Fig. 12) was reddish-violet marbled on a yellowbrown groundcolour. Anticipating the results of the next cross, it may be mentioned that these  $F_1$ -plants concerning their seedcoatcolours were phaenotypically identical with those of the cross Bruine  $\times$  Kievits, that will be treated below. The segregation in  $F_2$  was much more complicated than those

given above; Type I had a more or less intense reddish violet marbling on a yellowbrown groundcolour as had the  $F_1$ -individuals; according to the prevailance of the violet or of the brown colour, this type has been divided further into five subtypes (I a—e); subtype Ic agrees with the  $F_1$ . Type II was selfcoloured yellowbrown; in some cases however the seedcoat had a violet glow upon the brown colour, so that two subtypes could be discerned: IIa yellowish-brown, and IIb the same with a violet glow. Type IIIa was the same as the well-known Wagenaar-race, while IIIb had the same seedcoat but with a violet glow. The plants, classified as type IV had the same colours and the same pattern as the Kievits-race; as in type I here also the intensity of violet showed great differences between the various individuals, belonging to this group, so that a division in five subtypes was applied: pl. II fig. 19 shows a bean of the lightest of these subtypes, IVe. Types V, VI, VII and VIII were wholly without violet and without yellowbrown in their phenotypes: V the lemoncoloured like the Citroen-race, VI yellow and white marbled (pl. II fig. 20), VII pure white and VIII a greyish white seedcoat, but possessing a brown navelring (pl. I fig. 10, probably identical with KOOIMANS H-type). The individuals of the seven  $F_2$ -families, that were grown, were distributed over these various types in following frequencies:

(Cf table page 119)

At first sight these numbers may seem to be of little promise; if however the numbers of groups I, II, III a. s. o. are taken one for one, neglecting the further divisions Ia, Ib, Ic, a. s. o., a rather good numerical proportion can be found therein. There are types with and types without the brown navelring (factor D), types with and types without the yellowbrown colour of the whole seedcoat (factor G), types with and types without the Kievits-pattern (violet marbling, that may provisionnally be ascribed to a factor K) and finally among the recessive lemoncoloured beans uniformly coloured and marbled individuals. This lastmentioned segregation may be explained rather sufficiently by the supposition of KOOIMAN, that a chromogenic factor B in homozygotic state causes an equal colouring, in heterozygotic presence however the inconstant type of marbling. It is however unclear, why this difference between

	Ia	Ib	Ic	Id	Ie	IIa	IIb	IIIa	IIIb	IVa	IVb	IVc	IVd	IVe	V	VI	VII	VIII	Total
989 Artif. hybr. from Citroen	—	21	—	—	—	6	—	1	1	3	11	—	—	—	4	8	4	—	59
995 " " "	1	2	—	3	—	3	1	1	—	—	—	—	2	—	2	—	3	—	18
998 Spont. hybr. "	1	2	2	8	2	5	—	4	2	—	2	—	5	—	2	9	2	—	46
1001 " " "	—	11	—	—	2	7	2	1	—	—	3	—	—	—	1	—	—	2	29
978 Artif. hybr. from Kievits	—	—	3	13	2	6	1	2	—	—	—	—	2	3	2	7	3	—	44
979 Spont. " " "	2	—	3	12	5	3	2	1	—	—	—	1	1	2	4	9	1	—	46
980 " " "	—	2	4	4	1	3	—	1	1	—	—	2	—	—	2	2	5	—	27
	4	38	12	40	12	33	6	11	4	3	16	3	10	5	17	35	18	2	269
	106				39				15				37				17		269
																	18		2

BB and Bb-individuals, that was observed by KOOIMAN also among the yellowbrown beans, could not be constated in my materials. If we indicate in his lines the groundfactor for pigmentation as A, and if AA-plants without any other factor have white seedcoats, this complicated cross may be very well presented in a scheme of factorial constitutions. The formula of the Citroen-race may so, corresponding to the suppositions given above about the cryptomeric state of factor G, be written as A A B B G G k k d d, that of the Kievits-race as A A b b g g K K D D and the resulting F<sub>1</sub>-generation will thus be A A B b G g K k D d, a tetrahybrid that forms 16 different types of gametes: A B G K D, A B G K d, A B g K D, A B g K d, A b G K D, A b G K d, A b g K D, A b g K d, A b G k D, A b g k D, A b G k d, A b g k d, A b G k D, A b g k D, A b g k d, A b g k d. Consequently the F<sub>2</sub>-generation consists of 256 combinations. Supposed, that the factors G, K and D are entirely dominant, while the Bb-individuals can be discerned from the B B-plants only if the other factors are missing, and that the K-, as also the G-factor remains invisible, if D is absent, the following groups may be found among these 256 combinations:

27 B B G K D F <sub>1</sub> -type I	3 B B G k d lemoncoloured V
54 B b G K D F <sub>1</sub> -type I	6 B b G k d lemonmarbled VI
27 b b G K D F <sub>1</sub> -type I	3 b b G k d white VII
9 B B G K d lemoncoloured V	3 B B g K d lemoncoloured V
18 B b G K d lemon-marbled VI	6 B b g K d lemonmarbled VI
9 b b G K d white VII	3 b b g K d white VII
9 B B G k D yellowbrown II	3 B B g k D wagenaar III
18 B b G k D yellowbrown II	6 B b g k D wagenaar III
9 b b G k D yellowbrown II	3 b b g k D white with brown navelring VIII
9 B B g K D kievits IV	1 B B g k d lemoncoloured V
18 B b g K D kievits IV	2 B b g k d lemonmarbled VI
9 b b g K D kievits IV	1 b b g k d white VII

In a total of 256 individuals of the F<sub>2</sub>-generation there are 108

of phaenotype I, 36 of II, 9 of III, 36 of IV, 16 of V, 32 of VI, 16 of VII and 3 of VIII. In these proportions, one must keep in view the lack of difference between BB- and Bb-plants in the types I, II, III, IV. A comparison of the numbers observed, with the proportions in a total of 269, derived from these theoretical proportions, shows a rather good agreement between them:

Type	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	Total
Observed numbers	106	39	15	37	17	35	18	2	269
Theoretical proportions	108	36	9	36	16	32	16	3	256
Expectation	113	38	9	38	17	34	17	3	269

Only type III, the Wagenaar-type has occurred in a number somewhat above the expectation, while type I has remained a little below; the deviations however are not strong enough to invalidate the theoretical suppositions. The more detailed divisions into types I a, I b a.s.o. don't allow till now more detailed suppositions; from groups I and IV a polymeric character of the factor for violet marbling could perhaps be concluded to, or from types II b and III b the break of a linkage that existed before the crossing between a factor for violet and a factor for marbling (that are taken together in this paper as one factor K), but without further researches of the F<sub>3</sub>-and following generations these suppositions are far from being justified.

In any case however this cross has shown with sufficient certainty: an independent segregation of the four factors B, G, K and D; a distinction between BB- and Bb-plants in the individuals that are missing other factors; a cryptomeric state of G- and K- factors, if the factor D is absent.

#### 8. CROSS OF BRUINE $\times$ KIEVITS.

In treating the previous cross it was already mentioned, that in their seedcoats the F<sub>1</sub>-individuals from the cross Citroen  $\times$  Kievits are phaenotypically identical with those from Bruine  $\times$  Kievits. Therefore the products of spontaneous hybridizations with the Kievits-race as mother cannot be determined immediately in so



far it concerns the fatherplant: the segregations in  $F_2$  of Bruine  $\times$  Kievits however were of course less complicated, because of the presence of the D-factor in both these races, the  $F_1$ -individuals being thus homozygotes for this factor. In these segregations only types possessing the brown navelring (types I, II, III, IV and VIII) might occur, and from this the fatherplant could be identified as a yellowbrown individual in those cases also, that the father was unknown. Cultures were made of the descendants of three spontaneous and one artificial hybrid with the Kievits-race as mother and one spontaneous and two artificial hybrids that had the yellow-brown race as female parent.

The numbers of segregation may befound in the following table:  
(Cf table page 123)

The results of these segregations are in rather good harmony with the hypotheses given above as being derived from the cross Citroen  $\times$  Kievits; the hybrid between Bruine and Kievits is a trihybrid A A B b G g K k D D and its segregation will thus show the following groups :

9 B B G K D $F_1$ -type I	3 B B g K D kievits-type IV
18 B b G K D $F_1$ -type I	6 B b g K D kievits-type IV
9 b b G K D $F_1$ -type I	3 b b g K D kievits-type IV
3 B B G k D yellowbrown II	1 B B g k D Wagenaar-type III
6 B b G k D yellowbrown II	1 B b g k D Wagenaar-type III
3 b b G k D yellowbrown II	1 b b g k D white with brown navelring VIII.

According to this scheme, in a total number of 64 individuals in  $F_2$  there are belonging to type I 36, II 12, III 3, IV 12 and VIII 1. The proportions derived therefrom for a total number of 175 may be compared with the observations in this way:

Type	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	Total
Observed numbers <sup>a</sup>	92	43	11	28	—	—	—	1	175
Theoretical proportions	36	12	3	12	—	—	—	1	64
Expectation	98	33	8	33	—	—	—	3	175

This comparison of the results obtained with the numbers that

Type	Ia	Ib	Ic	Id	Ie	IIfa	IIIfa	IIIfb	IVa	IVb	IVc	IVd	IVe	V	VI	VII	VIII	Total
974 Spont. hybr. from Kievits	1	4	10	4	2	10	—	1	1	1	1	3	—	—	—	—	—	39
975 " " "	—	4	8	6	4	10	1	4	1	1	—	3	1	—	—	—	—	43
976 " " "	1	3	5	8	2	10	—	1	1	1	—	3	1	—	—	—	—	38
982 Artific. " "	1	—	2	6	3	4	—	—	1	—	1	1	—	—	—	—	—	19
1093 Spont. hybr. from Bruine	—	—	1	3	—	1	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	8
1096 " " "	—	—	—	—	5	2	—	—	—	3	—	—	—	—	—	1	1	11
1099 Artific. " "	—	—	1	8	—	5	—	1	—	1	3	—	—	—	—	—	—	19
	3	11	27	35	16	42	1	7	4	3	5	7	11	2	—	—	1	175
			92			43		11				28					1	175

were theoretically expected, is a sufficient corroborative of the suppositions given above; the further details of types I and IV and the violet glow in types IIb and IIIb are, here also, still too complicated for allowing conclusions on their genotypic nature.

#### 9. CROSS OF ROTJES $\times$ KIEVITS.

In a culture of the Rotjes-race two plants were found, the seeds of which were different from those of the other plants by a marbling of the grey-brown colour, and besides by a blueviolet marbling that covered here and there the greybrown groundcolour. Artificial hybrids between the Rotjes-race and Kievits were not available so that a decision could not be founded upon the phaenotype of the  $F_1$ -individuals, but the segregation of both  $F_2$ -families made the paternity of a redviolet-marbled individual (like the Kievits-race) very probable; in only one of them however the Kievits-race as such seems to have been the pollenparent, in the other a race with reddish-violet striped beans, as had the striped bushbean of Prague, used by TJEBBES and KOOIMAN in their crosses.

The  $F_2$ -posterity of the firstnamed spontaneous hybrid segregated into five well-discernable types, of which three again could be divided in subtypes: type I corresponded in phaenotype very well to the  $F_1$ , some individuals however being darker of colouring (type Ia) than the others (Ib); type II was phaenotypically the same as the reddish-violet-marbled Kievits-race, the colour however being changed into blue-violet; here also two types of intensity could be discerned: one darker (IIa, plate II fig. 11) and the other, IIb, with a lighter and more matblue. The third type was apparently the same as the Kievits-race, and could again be divided into five subtypes (IIIa—e) according to the intensities of colouring; IV was identical with the grey-brown Rotjes-race, while V had the same phaenotype as the Wagenaar-race. The distribution of the individuals among these types, was the following:

Type	Ia	Ib	IIa	IIb	IIIa	IIIb	IIIc	IIId	IIIe	IV	V	Total
1010 Spont. hybr. from Rotjes	3	23	7	8	1	3	2	2	4	9	5	67
	26	15				12				9	5	67

Conclusions regarding the genotypical constitutions, that are realized in these phaenotypical groups, by which the segregation may be explained, are not at all easy because of the relatively little number of individuals. From the previous crosses however some suppositions have been derived, that may be justified here too: the Kievits-race would possess a factor K responsible for the red-violetmarbling, while in it the factor L for grey-brown is absent; this Kievitsfactor does not occur in the Rotjes-race, but the L-factor is one of its characteristics. The segregation however shows to be more complicated than a dihybrid, for the K- and L-factors only are not sufficient for explaining the occurrence of phenotype II (blue-violet colouring). Probably the Rotjes-race is in possession of still another factor: Bl, a factor that is changing the reddish violet into blue, and that remains invisible in the Rotjes-race. This Bl-factor would be visible only, if reddish-violet is present and thus it cannot make its appearance in types IV and V, remains therein in a cryptomeric state. Now, if types with and those without L are grouped, those with and those without Bl, those with and those without K, one would expect to find a 3:1— segregation in each of these cases. The results dont agree with this expectation:

Type	with L I and IV	without L II, III and V	with Bl I and II	without Bl III	with K I, II and III	without K IV and V
Number	35	32	41	12	53	14

These numerical proportions may be considered as rather sufficient with regard to the factors Bl and K (expectation 40:13, resp. 50:17); those of the L-factor however show a considerable deviation from the expected 3:1-proportion, so that they lead to the conclusion, the L-factor must be in a cryptomeric state in some individuals. Probably this will be found to be the case in the bl-individuals, where thus the Bl-factor is missing, for the utterance of the L-factor cannot be dependent upon the presence of the K-factor, because of its phaenotypical perceptibility in the Rotjes-race, where the K-factor is entirely absent. So the case will find a rather good explanation, if one supposes the Bl-factor to be cryptomeric in those beans, that are missing the K-factor and the L-factor as cryptomeric when the Bl-factor is absent. Type I will be represented than by the

combination K L B l (27 from 64), type II contains K l B l (9 from 64), type III K L b l (9) and K l b l (3), type IV k L B l (9) and type V k L b l (3), and k l b l (1). A comparison of the frequencies obtained with those expected according to these suppositions gives a rather good agreement:

Type	I	II	III	IV	V	Total
1010 Observed frequencies	26	15	12	9	5	67
Theoretical proportions	27	9	12	9	7	64
Expected numbers.	29	3	13	9	7	67

Type II is the only one, that does not wholly accord with the expectation; the cultures of  $F_3$ -families that are grown in this year, will decide if these provisional suppositions are well-founded or if they are not; the meaning of the more detailed divisions of the types into subtypes may be kept also for further research.

The second of both spontaneous hybrids gave a more limited descendance; its examination gave therefore less results than the first one. Here also a grouping into five different types could be made; type I was divided into two subtypes: one darker Ia (pl. I fig. 5), the other lighter (pl. I fig. 6); type II was a blueviolet striped bean with a yellowish-white groundcolour (pl. I fig. 1); type III the same but the striping in reddish-violet (pl. I fig. 2), IV the Rotjes-race, and V the Wagenaar-race. Type III may be supposed to be identical with the unknown father. The segregation observed in this  $F_2$ -family did not agree very well with the theoretical expectations, as is indicated by the following table:

Type	I	II	III	IV	V	Total
1011 Observed frequencies	3	9	5	3	2	22
Theoretical proportions	27	9	12	9	7	64
Expected numbers.	10	3	4	3	2	22

If here again the types with and those without one of the visible factors are taken together, the same phenomenon as that in the previous cross is met with: with  $K^1$  (= the factor for violet *striped* pattern on the yellowish-white groundcolour), types I, II and III,

there are 17, without K<sup>1</sup> (IV and V) 5 individuals; with Bl. (I, II) 12, without Bl (III) 5 plants; with L (I, IV) 6, without L (II, III, V) 16 individuals. With regard to K<sup>1</sup> and Bl the segregations come very near the monohybrid 3:1-proportion; those for the L-factor are here also very deviating from the expected proportion. The cryptomeric state of the L-factor in those types, that do not possess the Bl-factor, is here the probable cause. But besides the deviation in types I and II is highly remarkable; here the cause may perhaps been found in a possible coupling or repulsion between one of the factors L or Bl and the K<sup>1</sup>-factor. The cultures of this year will probably give certainty about this problematic factorial relation.

#### 10. CROSS OF BRUINE $\times$ ZWARTE.

Only one F<sub>1</sub>-plant of this hybrid was available; its seedcoats were intense black. The F<sub>2</sub>-family segregated very simply into three groups: I black (39 individuals), II reddish-brown (phaenotypically identical with the F<sub>1</sub> of cross 4, Citroen  $\times$  Rotjes; 6 individuals) and III yellowish brown, as the common yellow-brown race „Bruine” (3 plants). The hybrid did not segregate further than the yellow-brown type; it may thus be concluded, that the G-factor was present in both parents. Besides this one, the black parent seems to have possessed the L-factor and a factor Z, that is responsible for the black colouring. The hybrid has been GG Ll Zz and segregates thus into 9 GLZ, 3 GlZ, 3 GLz and 1 Glz; giving so 12 blacks: 3 reddish-brown: 1 yellow-brown, and this is in good accordance with the numbers observed:

Type	I	II	III	Total	Remark
1028 Observed frequencies	39	6	3	48	Among the 39 blackseeded individuals there were 4, that had besides black, also reddish-brown beans; their classification in type I may thus be doubtful.
Theoretical proportions	12	3	1	16	
Expected numbers.	36	9	3	48	

#### 11. CROSS OF KIEVITS $\times$ ZWARTE.

In a culture of the Kievits-race, one spontaneous hybrid was found with blackmarbled pattern upon a greyish white groundcolour. The F<sub>2</sub>-generation of this hybrid consisted of 53 individuals, all coloured, so that the supposition: the unknown father was a white bean, may be con-

sidered to be very feeble. Most probably a blackseeded bean had functioned as pollenparent; the segregation fell into 11 phaenotypic groups:

977 I black marbling upon greyish white groundcolour (28 individuals);

II matblue marbling upon greyish white groundcolour (1 ind.);

III darkblueviolet marbling upon yellowish white groundcolour (1 ind.);

IV matblueviolet marbling upon yellowish white groundcolour (1 ind.);

V greyish brown marbled, here and there somewhat violet (3 ind.);

VI reddish brown marbled, here and there somewhat violet (1 ind.);

VII red marbling, here and there somewhat violet (2 ind.);

VIII yellowish brown marbling, here and there somewhat violet (2 ind.);

IX selfcoloured black (9 ind.);

X reddish brown selfcoloured (1 ind.);

XI Wagenaar-type (1 ind.);

Such a complicated segregation with very little groupnumbers does not allow a detailed analysis of the factorial constitutions, if, as is here the case, only one  $F_2$ -family is available; the  $F_3$ -cultures in this year will perhaps give the possibility of a decision. The results given above however are sufficient for arguing a provisional hypothesis about the genotypic factors that are present in the parents and in the hybrid. There are types possessing the factor for black, Z, and other types without this factor; there are types with L, the factor for grey-brown and types missing this one; there are types with G, the factor yellow-brown and types, where this factor is failing and last types with K, the factor for Kievits-pattern besides types without K. The probable genotypic constitution of the Kievits-race can thus be supposed to be  $ggll\ bl.\ bl.\ z\ z\ KK$ , while the black race had, in harmony with the suppositions in the foregoing cross  $GG\ LL\ Bl.\ Bl.\ ZZ\ kk$  as genotypic formula. The segregation will thus be that of a pentaheterozygote and cannot be studied in detail in the few materials till now available. In some respects the numerical proportions are

clear enough; four groups may be found that are rather good in accordance with a 9:3:3:1-segregation: blackmarbled, blackunicoloured, no-black-marbled; no-blackunicoloured are represented by 28:14:9:2 individuals, while a segregation according to 9:3:3:1 would give as expectation 30:10:10:3 in a total of 53. It seems however to be useless to go further into details about such conclusions, before more materials are available.

#### 12a. CROSS OF BRUINE $\times$ WITTE.

Four  $F_1$ -plants were obtained by artificial hybridization: one from the white-seeded plant as mother, three from the brown race as seedparent. Besides four spontaneous hybrids were found in a culture of white-seeded plants and five others from a culture of the brown race, and recognised from their manner of segregation to have been born as hybrids with white as pollenparent. Those, in total thus thirteen,  $F_1$ -plants showed not only to have the same phaenotype, but also they segregated in their  $F_2$ -generations in one and the same manner, giving the same phaenotypically distinctive groups, so that the genotypical identity of the  $F_1$ -individuals might be concluded to with rather great probability. The segregation resulted into the occurrence of nine phaenotypes: the first, I, had the same seedcoatpattern as the  $F_1$ -individuals, blackmarbled upon a yellowbrown ground-colour (pl. II. fig. 13); II had a reddish brown marbling upon yellowish brown; III had a grey-brown marbling upon a greyish white ground (pl. II. fig. 14), IV was yellow-brown-marbled upon a light yellow groundcolour (pl. II fig. 15); as parallels to these four groups could be considered four others: V selfcoloured black (fig. 16), VI selfcoloured redbrown, VII selfcoloured grey-brown (fig. 17) and VIII selfcoloured yellow-brown; as last a group (IX) of whitedseeded plants without coloured navelring.

The distribution of the descendants among these nine groups results from the table given below; the good harmony between the theoretical suppositions and of the proportion observed of coloured: white (279:87 with an expectation of 275:91) is striking immediately. All white parents seem to have been of an aa-constitution and from this absence of the A-factor to have derived their white colour; relative to their other genotypic factors, nothing can be said. Therefore, if the little numbers of each family allow a con-



clusion, one might suppose the genotypical identity of the white parents in their whole genotypic constitution, because of the parallelism between the various segregations, that have shown all the same scheme:

Type	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	Total
Artif. hybrid from Witte	7	1	1	3	5	2	4	2	6	31
983 Spont. hybrid from Witte	9	2	—	1	3	—	2	3	5	25
984 " " " "	19	5	—	—	7	2	3	—	15	51
985 " " " "	10	—	4	5	8	1	6	2	8	44
986 " " " "	7	4	—	2	3	1	5	4	12	38
1020 Artif. hybrid from Bruine	1	2	—	—	1	1	1	—	3	9
1024 " " " "	1	1	—	—	—	—	1	—	1	4
1025 " " " "	4	3	1	1	2	—	—	—	—	11
1029 Spont. hybrid from Bruine	23	4	4	3	19	9	7	11	30	110
1094 " " " "	1	1	—	—	2	2	—	3	3	12
1097 " " " "	4	1	—	—	1	—	3	—	2	12
1098 " " " "	8	—	—	—	—	—	1	—	—	10
1102 " " " "	3	—	—	—	4	—	—	—	2	9
	97	24	10	17	55	18	33	25	87	366
	148			131				87		366

Though these numerical proportions do not meet in details the theoretical suppositions given above, there are certain conclusions, that may be drawn from these segregations. The  $F_1$ -plants may be considered to have been heterozygotes in five genotypic factors: A (groundfactor for pigmentation), D (factor for coloured navelring), G (yellow-brown colour of the seedcoat), L (grey-brown seedcoat) and Z (black seedcoat). Probably they were also heterozygotes in the factor B, that causes according to KOOIMAN in heterozygotic state the eversporting marbled pattern. In every case the segregation is in perfect accordance with the classical proportion 6:6:4, mentioned above, because of the numbers observed to be 148 marbled: 131 selfcoloured: 87 whites (expected in a total of  $366:137\frac{1}{4} m:137\frac{1}{4} s:91\frac{1}{2} w.$ ). The absence of yellowish brown plants however (not only marbled, but also selfcoloured) in the rather comprehensive family 984 indicates with some probability that its  $F_1$ -plant was a homozygote in respect to the L-factor, so that the fatherplant seems to have been not a yellow-brown, but a

red-brown (Rotjes)-plant. The segregation of white-seeded aa-plants results from the heterozygotic state of the A-factor; the D-factor, that is visible more or less in all coloured individuals, is missing entirely in these white-seeded descendants, so that no one individual of the so-called H-type has occurred. Therefrom one might conclude to a linkage of very high degree between the factors A and D; all aa-plants were also dd, while all AA-plants, insofar one could discern it phaenotypically, possessed the coloured navelring D. The conclusion of the heterozygotic state of the G-factor might perhaps be met with some doubt, because of the segregation going not farther than the yellow-brown type; the previous crosses however have led to the genotypic formula  $ggLL$  for beans of the grey-brown type (like the Rotjes-race) and the occurrence of such grey-brown descendants in these  $F_2$ -families can only be explained by supposing a heterozygotic state of the G-factor.

TSCHERMAK already had found a difference in proportions of colourtypes between the marbled beans and the selfcoloured ones; the numbers given above seem to show the same. Here also, as in TSCHERMAK's researches, the blackselfcoloured beans are too few in number in relation to the numbers of grey-brown and yellow-brown types; among the marbled groups these proportions seem to have been reversed. The further study of the  $F_3$ -families will give more confirmed conclusions.

#### 12b. CROSS OF BRUINE $\times$ WITTE?

Besides the black-yellow-brown marbled  $F_1$ -plants, the posterities of which gave entirely parallel segregations, one plant, originated as spontaneous hybrid in a culture of „Bruine” and showing the same phaenotype as the others, segregated in  $F_2$  in another way, especially regarding the little number of white-seeded descendants. The distribution of its  $F_2$ -descendants among the same phaenotypes as in the previous crossings was found to be as follows:

Type	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	Total
1023 Spont. hybrid from Bruine	11	4	—	—	8	2	7	5	3	40

If truly the pollenparent in this case has been a white-seeded individual, this white-seeded plant will probably have been an A-individual, that missed all other colourfactors or in which all other colourfactors were in a kryptomeric state. The formula of the hybrid will perhaps have been A A B b G g L l Z z; a further research of the F<sub>3</sub>-families will give here the correct explanation.

#### 12c. CROSS OF BRUINE × WITTE.

The black-yellow-brown marbled phenotype is of course not the only one, that can take its origin after the cross Bruine × Witte. Other spontaneous crossings were found, though in remarkable less numbers. So for example reddish brown-yellowbrown marbled individuals; their segregation was of course less complicated than that of the blackmarbled F<sub>1</sub>-plants. Five phaenotypical groups only were observed in these segregations: I redbrown marbled, II yellow-brown-marbled, III redbrown selfcoloured, IV yellow-brown selfcoloured and V white. The frequencies of these groups in the F<sub>2</sub>-generations that were grown and in some F<sub>3</sub>-families, that were the posterities of redbrown marbled F<sub>2</sub>-individuals, coming from a cross Bruine × Witte, and segregating along the same lines, are tabulated in the following table:

Type	I	II	III	IV	V	Total
1044 Spont. hybr. from Bruine	8	2	11	4	7	32
1047 " " " "	4	1	6	1	5	17
1048 F <sub>3</sub> after spont. hybr. from Bruine	20	7	19	6	19	71
1049 " " " " " "	11	4	18	5	11	49
1050 " " " " " "	18	7	14	4	12	55
	61	21	68	20	54	224

Other F<sub>3</sub>-families, derived from redbrown marbled F<sub>2</sub>-plants segregated in still less phaenotypical groups; these may also be given here in a table:

Cf table page 133

The whole segregation indicates a trihybrid nature of the F<sub>1</sub>-plants, the formula of which can be written as A a B b G G L l; its descendants segregate thus in five phaenotypical groups: I A B b G L, II A B b G l, III A B B (or b b) G L, IV A B B (or b b) G l and V white a-plants.

Type	I	II	III	IV	V	Total	Probable genotype of the F <sub>2</sub> -plant
1045 F <sub>3</sub> -family	6	—	9	—	5	20	A a B b G G L L
1046 "	11	—	14	—	—	25	A A B b G G L L
1053 "	15	3	17	7	—	42	A A B b G G L l
1054 "	12	5	16	3	—	36	A A B b G G L l
1057 "	18	—	21	—	12	51	A a B b G G L L

The F<sub>3</sub>-families 1048, 1049 and 1050 are descendants from plants with A a B b G G L l as genotypic formula; the Families 1045 and 1057 from A a B b G G L L-individuals, 1046 from an A A B b G G L L-plant, while 1053 and 1054 have had an A A B b G G L l-individual as ancestor.

#### 12d. CROSS OF BRUINE × WITTE.

A third phaenotype was also found in a culture of Bruine as spontaneous hybrid from a white seeded pollenparent: a plant with yellow-brown-marbled seeds, identical with the phaenotype of group II in the previous crosses. In the same manner as the F<sub>2</sub>, raised from this F<sub>1</sub>-plant, some other F<sub>3</sub> posterities, grown from the yellow-brown-marbled F<sub>2</sub>-individuals mentioned under 12c, segregated into 6 yellow-brown-marbled : 6 yellow-brown selfcoloured : 4 white. For the numbers of segregation were in these cases : 8 : 5 : 3; 12 : 14 : 9; 21 : 19 : 14; 9 : 11 : 5 and 26 : 22 : 17, or as totals 76 : 73 : 48, being expected the proportions of  $73\frac{7}{8} : 73\frac{7}{8} : 49\frac{1}{4}$ . This spontaneous hybrid, as also the F<sub>2</sub>-plants in the foregoing cross had the genotypic formula of A a B b G G and segregated into 6 A B b G : 6 A B B (or b b) G and 4 a-plants.

#### 13. CROSS OF CITROEN × WITTE?

As last cross among *Phaseolus vulgaris* a spontaneous hybrid may be mentioned, found in a culture of the Citroen-race, that gave a segregation somewhat parallel with those of the hybrids, treated under 12b. The red-brown and yellow-brown types are missing here entirely; in other directions the hybrid however shows a more detailed segregation. The F<sub>1</sub>-plant had greyish black-marbled seeds with a greyish-white groundcolour (pl. I fig. 9) and segregated in F<sub>2</sub> into eight phaenotypical groups. I was identical with the F<sub>1</sub>-type;

II was grey-marbled upon white; III greyish black selfcoloured; IV grey selfcoloured, V H-type (white with brown navelring); VI Wagenaar-type, VII lemoncoloured and VIII white. The frequencies in  $F_2$  were as follows:

Type	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	Total
1000 Spont. hybr. from Citroen	10	4	5	2	5	1	1	1	29

If here the same blackfactor Z has played a rôle, as in the previous crosses, one might conclude, that it gives the phaenotype of bright black only when the factor for yellowbrown, G, is also present; if this factor is absent, the Z-factor will give only a greyish-black colour. Further conclusions may be reserved for the future.

#### b. PHASEOLUS MULTIFLORUS.

The scarletrunnerbean is in many respects less favourable for a genotypic analysis of its varieties than the races of the common gardenbean; first in individual cultures the plant requires a stalk and a square metre each, and second the cross-fertilization in this species is certainly more important than in the other, so that isolation of the inflorescences seems to be a necessary condition for obtaining exact results. This isolation however is very difficult and has given in my researches in a few cases only some seeds, but never more than four in a whole inflorescence. Obtaining of reliable numbers in these researches is thus much less probable than in those concerning *Phaseolus vulgaris*.

The number of varieties in this species is only a few; the most common form with red flowers has blackmarbled seeds upon a light-violet ground (pl. III fig. 2); besides there are redflowering forms with black marbling and a darkviolet groundcolour (fig. 3), redflowering ones with light-violet colour and here and there little black spots (fig. 4), redflowering plants with shining black seeds (fig. 5), a red-and-white flowering (socalled Papillon) type with yellow-white and brown-marbled seeds (fig. 6), red-and-white flowering with yellowish-white and grey-marbled seeds (fig. 7) and last a white-flowering race with pure white seeds (fig. 1), which race is used on a great scale as vegetable in our country. The redflowering



1



2



3



4



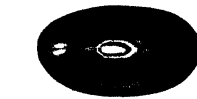
5



6



7



8



9



10



11



12





and red-and-white ones are used more as ornamental plants.

The whiteseeded race was cultivated during four years (1918—1921) always in the neighbourhood of redflowering individuals; it has given however never coloured descendants; artificial hybridizations though made on a rather great scale, have never yielded any result.

The redflowering race, obtained as such from a seedgrower, has shown from the beginning a rather important multiformity; in the first year of cultivation already the types 2, 3, 4 and 5 could be discerned. In later years plants of types 6 and 7 were obtained. The posterities of these plants have for the greater part shown to be constant; some of them however segregated into more types. These segregations are given in the following table:

Type of motherplant :	Type of descendants.							Total
	1	2	3	4	5	6	7	
1. White	42	—	—	—	—	—	—	42
"	20	—	—	—	—	—	—	20
"	31	—	—	—	—	—	—	31
2. Lightviolet marbled	—	27	—	—	—	7	—	34
" "	2	12	—	—	11 <sup>1)</sup>	—	—	25
" "	3	52	—	—	2 <sup>1)</sup>	—	—	57
" "	—	73	4 <sup>1)</sup>	—	3 <sup>1)</sup>	—	—	80
" "	—	56	1 <sup>1)</sup>	—	8 <sup>1)</sup>	—	—	65
" "	10	45	7 <sup>1)</sup>	—	14 <sup>1)</sup>	—	—	76
" "	8	59	—	—	9 <sup>1)</sup>	—	—	76
" "	—	45	—	3 <sup>1)</sup>	—	—	—	48
3. Darkviolet marbled	—	9	21	—	—	—	—	30
" "	—	16	59	—	3 <sup>1)</sup>	—	—	78
4. Lightviolet spotted	—	9	—	21	—	—	—	30
" "	—	17	—	44	1 <sup>1)</sup>	—	—	62
5. Black	—	7	—	—	23	—	—	30
"	—	9	—	—	31	—	—	40
"	—	18	—	—	60	—	—	78
"	4	14	—	—	47	—	—	65
"	17	15	—	—	43	—	—	75
6. Brown-white marbled	—	6 <sup>1)</sup>	—	—	—	10	3	19

1) = probably new spontaneous hybrids,



Though these numerical proportions are not entirely proving, they seem to indicate the correctness of following conclusions:

1. White is the recessive form, that is missing a groundfactor for pigment;

2. Lightviolet-marbled plants do segregate white descendants; the monohybrid nature of this segregation, however, is uncertain (168:23);

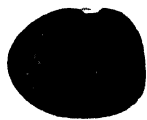
3. Darkviolet-marbling dominates lightviolet marbling; the difference is caused by only one factor (80:25);

4. The spotted type dominates the lightviolet marbling, as may be concluded from the segregation 63 spotted: 26 lightviolet marbled;

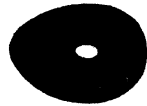
5. Black is dominant over lightvioletmarbled, as also over white seedcoat; 204 blacks: 63 lightvioletmarbled; one of the segregations seems to segregate into 12 black: 3 lightvioletmarbled: 1 white, the other into 9:3:4;

6. Brownmarbling (Papillonpattern) is recessive to lightviolet marbling (27:7); besides an absolute linkage be mentioned between this pattern of the seedcoat and the red-and-white colour of the flower (these characteristics may also be considered as to be caused by one pleiotropic factor);

7. The brown papillonpattern is dominant over the grey-white marbling (segregation 10:3).



13



14



15



16



17



18



19



20



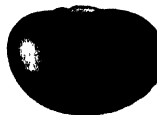
21



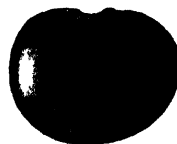
22



23



24



25





## LITERATURE CITED.

- EMERSON R. A., 1902. Preliminary account of variation in bean hybrids (15th. Ann. Rept. Nebr. Agr. Expt. Stat. S. 30—43).
- EMERSON R. A., 1904. Heredity in bean hybrids (17th. Ann. Rept. Nebr. Agr. Expt. Stat. p. 33—68).
- EMERSON R. A., 1909<sup>a</sup>. Factors for mottling in beans (Ann. Rept. Am. Breeders Ass. V. p. 368—376).
- EMERSON R. A., 1909<sup>b</sup>. Inheritance of color in the seeds of the common bean (22 d. Ann. Rept. Nebr. Agr. Expt. Stat. p. 67—101).
- FRUWIRTH C., 1919. Handbuch der landwirtschaftlichen Pflanzenzüchtung. Band III. Dritte Auflage (Berlin, P. Parey, 1919).
- HARLAND C. S., 1919. Inheritance of certain characters in the cowpea, *Vigna sinensis* (Journ. Genetics. VIII. p. 101—132).
- KAJANUS B., 1914. Zur Genetik der Samen von *Phaseolus vulgaris* (Zschr. f. Pflanzenzüchtung. II. P. 377—388).
- KOOIMAN H. N. 1920. Over de erfelijkheid van de kleur der zaadhuid van *Phaseolus vulgaris* (Diss. Univ. Utrecht. Bussum C. A. J. v. Dishoeck, 1920).
- LUNDBERG J. F. och AAKERMAN A., 1917. Jakttagelser rörande fröfärgen hos avkommen av en spontan korsning mellan tvenne former av *Phaseolus vulgaris* (Sveriges Utsädesfören. Tidskr. XXVII, p. 115—121).
- MANN A., 1914. Coloration of the seedcoat of cowpeas (Journ. agr. Research II. p. 33—56).
- MENDEL G. J., 1865. Versuche über Pflanzenhybriden (Verhandl. naturf. Ver. Brünn. IV. p. 3—47).
- REINKE J., 1915. Eine bemerkenswerte Knospenvariation der Feuerbohne nebst allgemeinen Bemerkungen über Allogonie (Ber. Deutsch. Botan. Gesellsch. XXXIII p. 324—348).
- SHAW J. K. and J. B. NORTON, 1918. The inheritance of seed coat colours in garden beans (Mass. Agr. Expt. Stat. Bull 185, p. 59—104).
- SHULL G. H., 1907. Some latent characters in a white bean (Science 1907, p. 828—832).
- SHULL G. H., 1908. A new mendelian ratio and several types of latency (Amer. Natural. XLII, p. 433—451).
- SIRKS M. J., 1920. De analyse van een spontane boonenhybride (Genetica II, p. 97—114).
- SPILLMAN W. J., 1913. Colour correlations in cowpeas (Science XXXVIII, p. 302—304).
- TJEBBES K. en H. N. KOOIMAN, 1919. Erfelijkheidsonderzoekingen bij boonen I en II (Genetica I, p. 323—346).
- TJEBBES K. en H. N. KOOIMAN, 1921. Erfelijkheidsonderzoekingen bij boonen.

IV. Over den strepingsfactor. Een geval van volkomen afstooting tusschen twee factoren. V. Analyse eener spontane kruising van de stokkievitsboon (Genetica III, p. 28—49).

TRACY W. W. JR., 1907. American varieties of garden beans (U. S. Dept. Agr. Bur. Plantindustry. Bull 109. 173 pp.).

TSCHERMAK E., 1901. Weitere Beiträge zur Verschiedenwertigkeit der Merkmale bei Kreuzung von Erbsen und Bohnen (Zschr. f. d. Landw. Versuchswesen Oesterr. IV. p. 641—735).

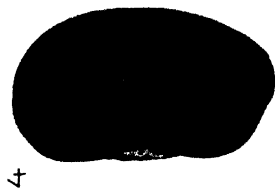
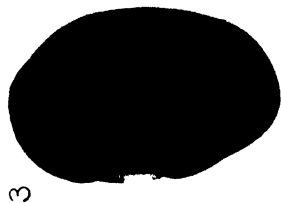
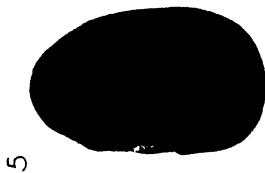
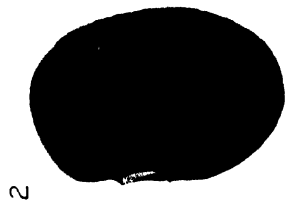
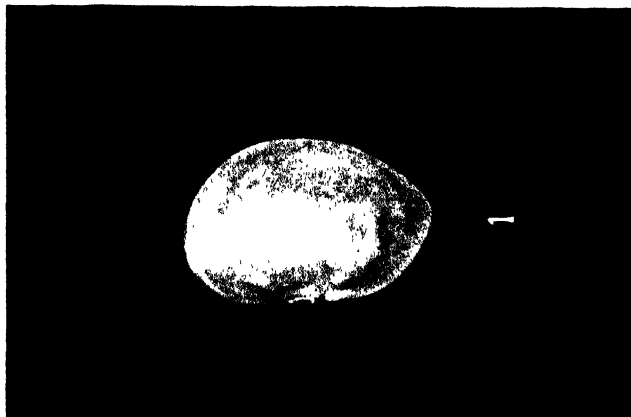
TSCHERMAK E., 1902. Ueber die gesetzmässige Gestaltungsweise der Mischlinge (Zschr. f. d. landw. Versuchswesen Oesterr. V. Sep. 80 pp.).

TSCHERMAK E., 1904. Weitere Kreuzungsstudien an Erbsen, Levkojen und Bohnen (Zschr. f. d. landw. Versuchswesen Oesterr. VII. p. 533—638).

TSCHERMAK E., 1912. Bastardierungsversuche an Erbsen, Levkojen und Bohnen (Zschr. und Abstamm. v. Vererb. Lehre VII. p. 81—234).

TSCHERMAK E., 1919. Bastardierungsversuche mit der grünsamigen Chevrier-Bohne (Zschr. f. Pflanzenzüchtung VII. p. 57—61).

PLATE III





# A PRELIMINARY STATEMENT OF THE RESULTS OF MR. HOUWINK'S EXPERIMENTS CONCERNING THE ORIGIN OF SOME DOMESTIC ANIMALS

by J. P. LOTSY and K. KUIPER.

## INTRODUCTION.

MR. R. HOUWINK HZN. of Meppel, had devoted, during the last 25 years all his leisure time to a study of domestic animals, mostly poultry, studying them successively from a Lamarckian, Darwinian and de Vriesean standpoint, until, after the Mendelian principles had become known to him, a more systematic study, based on these principles was begun, in which it was the senior author's privilege to advise him. It was however soon recognised that an occasional visit to Mr. HOUWINKS, at that time altogether too extensive experiments, followed by an exchange of experience and theoretical principles, even with the addition of a more and more frequent correspondence could not lead to the desired result.

So MR. HOUWINK, who had had no biological training himself and whose business allowed him but limited time for the perusal of the more and more overwhelming literature, decided to get permanent scientific assistance.

As has already been said, Mr. HOUWINK's experiments, had become altogether too extensive, as a natural result of the attempt to find the most suitable material to throw light on the origin of at least one domestic animal.

Towards the end of that great catastrophe — the World war — they consisted of no less than 25 series of experiments, which may here be enumerated.

1. Breeding *Gallus gallus* (*bankiva s. ferrugineus*), the Bankiva or Red Jungle Fowl.



2. Crosses of *Gallus gallus*  $\times$  *G. Sonnerati*.
3. " " " "  $\times$  *G. varius*.
4. " " " "  $\times$  *Silky*.
5. " " Partridge colored Wyandotte's  $\times$  White Leghorns  
(inheritance of egg-colour).
6. Crosses of *Anser hyerboreus*  $\times$  *Branta canadensis*.
7. " " " "  $\times$  *Cygnopsis cygnoides*.
8. " " *Lepus cuniculus*  $\times$  *Lepus europaeus*.
9. " " " " *domesticus*  $\times$  *Lepus europaeus*
10. " " various forms of *Lepus cuniculus domesticus*.
11. " " of white and piebald ferrets.
12. " " Wolf  $\times$  Dog.
13. " " Jackal  $\times$  Dog.
14. testing of the purity of Teckels.
15. " " " " " Wolfhounds.
16. crosses with belted goats.
17. " " belted cattle.
18. " of domesticated pigs  $\times$  wild boar.
19. " of Italian and „Dutch” bees.
20. " of Horse  $\times$  Ass and the reciprocal crosses.
21. Inheritance of eggproduction in Poultry.
22. *Tadorna Tadorna*  $\times$  *Anas boscas*.
23. White Duck  $\times$  Wild Duck.
24. Canary  $\times$  several Singing birds(siskin, linnet, thistle-finch a.o.).
25. Common Turtle  $\times$  Barbary Turtle.

Several of these experiments have not been continued so far as to lead to any result of importance. About the nos 12, 13, 14, 16, 19, 22 and 23, we cannot announce any further communication. It will suffice to have mentioned them. About the nos 1—3; 17; 6, 7, 24, 25 preliminary papers have been published already by H. N. KOOIMAN and the junior author of this paper, who were successively Mr. HOUWINK's scientific assistants. viz:

10. Over de beteekenis van het kruisen van individuen, behorend tot verschillende Linné'sche soorten, voor het ontstaan onzer huisdieren (On the importance of crosses of individuals, belonging to different Linnean species, for the origin of our domestic animals) by H. N. KOOIMAN.

Ardea 1918 pg. 108—114. (regarding experiments 1—3).

20. Onderzoekingen over kleur en teekening bij runderen.

Colour inheritance in cattle, by K. KUPER.

Genetica 1920 pg. 137—161. (regarding exp. 17).

Appeared in a shortened form in Journal of Heredity 1921 (no. 3) pg. 102—109.

30. Steriele soortsbastaarden (Sterile hybrids of species) by K. KUPER.

Genetica 1920 pg. 289—299. (regarding nos 6, 7, 24, 25).

Now that Mr. HOEWINK was obliged alas to dissolve his experimentstation in Meppel (1921) it would be regrettable to allow all his energy and all his unfinished work to fall into oblivion. The experiments with wild fowlspecies will be continued by the Dutch Society for the advance of Scientific Culture, those about hare-rabbit crosses in the College of Agriculture at Wageningen. About the other series we hope to give an account within a short time. The first one is following here.

I.

SOME REMARKABLE DIFFERENCES BETWEEN THE RECIPROCAL HYBRIDS OF THE RED JUNGLE FOWL AND THE SILKY FOWL.

1. INDUCEMENT TO THE EXPERIMENTS.

In 1917 Prof. A. v. TSCHERMAK published an article (Biologisches Zentralblatt vol. 37, pgs. 217—277) Ueber das verschiedene Ergebnis reziproker Kreuzung von Hühnerrassen und über dessen Bedeutung für die Vererbungslehre (Theorie der Anlagenschwächung oder Genasthenie).

The following breeds were chiefly used,

Ia. Buff Cochin ♀ × Minorca (old) white, with rosecomb. ♂.

Ib. The reciprocal cross of the former —

IIa. Partridge Leghorn ♀ × Plymouth Rock ♂.

IIb. The reciprocal cross of the latter.

With only two animals, male and female, of each breed, bought from the well-known poultry-farm Kleinmünchen (Ober-Oesterreich), as guaranteed thorough-bred, the experiments were started in 1912.

v. TSCHERMAK is absolutely convinced of the purity of his P-material. He writes: „Die von mir verwendeten Rassetiere haben bei Inzucht ein tadellos konstanter Nachkommenschaft geliefert, sich also als „züchterisch oder phaenotypisch rein“ erwiesen. Auch

bei Kreuzung hat sich kein Grund dafür ergeben, sie für inkonstant anzusehen. Aber nicht bloss nach die äusseren oder scheinbaren Vererbungsweise sondern auch nach ihren Anlagen- oder Faktorengehalte scheinen die verwendeten Rassetiere — wenigstens soweit die speziell herausgehobenen Eigenschaften, beziehungsweise Faktoren Komplexe in Betracht kommen — homozygotisch also auch faktoriell oder genotypisch rein zu sein”.

MR. HOUWINK, whose knowledge of practical poultry breeding and of the origin of poultry breeds is very extensive, was not at all convinced by this information and called in question specially the purity of the Partridge-Leghorns and the Buff Cochins.

These breeds have a lot of dominant factors which can hide very much —

We shall limit ourselves to the experiments discussed above, and not mention the „Ergänzungsversuchen” with other breeds, as the author himself cannot give us any guaranty with respect to the purity genotypical nor phaenotypical of this material.

Generally the reciprocal hybrids in crosses of homozygous animals are identical apart from differences caused by sex-limited factors. The presence of other differences therefore suggests heterozygosis of at least one of the breeds used.

Besides, the reciprocal differences should be explained in another way than by heterozygosis of the P-material only if each  $F_1$  in males and females showed an absolute homogeneity.

Now what about v. TSCHERMAK's reciprocal hybrids?

The cross Buff Cochins  $\times$  White Minorca gave following results:

Buff Cochins $\times$ Minorca (old) white $\delta$ $F_1$ 14 indiv. 6 only as pullets.			
Comb	single	broad	broad, but lower and coarser than father.
Feathers	buff with traces of black	pure white	yellow-buff with more or less green-black. pullets black at first.
Legs	feathered, very heavy	clean legged	average till strong feathered.
Leg colour	orange	gray	orange.

One exception! With single comb, feathers foxbrown with partly greenish-black and some white; legs: clean, leg colour: yellow-brown.

The reciprocal  $F_1$  consisted of only two animals with single comb, feathers white with few black stripes, legs clean; leg colour red gray.

Of course this reciprocal  $F_1$ , containing only two individuals, is too small to draw any conclusion from, and the fact, that the other  $F_1$  is not homogenous, gives a strong indication of heterozygosis in at least one of the „guaranteed pure” breeds. This fact need not astonish us. Everyone knows the disappointment high-classed exhibition-animals often give in their offspring. This won't change until the examination takes place not only from the exterior but from the offspring too.

Prof. v. TSCHERMAK's case seems a clear proof of this these. It is only strange the author did not draw this conclusion himself from his „exception”.

And now about the second series of experiments.

#### Barred Plymouth Rocks.

	Hen.	Cock.
Comb.	single-low	ditto
Feathers	white and brown black narrow bars	white gray and brown- black broader bars
Legs	clean	ditto
Legcolour	browngray	redgray

#### Partridge-Leghorn.

Comb.	single, very high.	ditto.
Feathers	brown and black, keeled and speckled.	brown partly with greenish- black and with some white.
Legs	clean	ditto.
Legcolour	orange	yellow.

The necessity of large  $F_1$ 's of both sexes in the reciprocal crosses needs no demonstration in connection with these differences.

In fact v. TSCHERMAK bred only:

Plymouth Rock ♀ × Partridge Leghorn ♂: 2 Cocks.

Partridge Leghorn ♀ × Plymouth Rock ♂: 1 hen and 2 animals, died as pullets.

The author means to explain the characteristic differences between the products of the reciprocal crosses as an influence of the sex of the parents on the development of the inherited characters.

In  $F_1$  the paternal type is decisive upon the form of the comb,

the maternal upon extension and distribution of the pigmentation and upon the legfeathering. New characters appeared: solid black colour, speckling of the feathers. In the second generation certain characters show the mendelian segregation but the proportional numbers were reverse in the reciprocal cross *or at least there was an inclination to this reversion*. This was the case with form of the comb, colour of the plumage, legcolour. Other characters e.g. complete pigmentation, legfeathering, show mendelian segregation in one experiment but in the reciprocal they disappear, sometimes not only in  $F_1$ , but also in  $F_2$ , and they recur sometimes in later generations. To explain these curious facts, VON TSCHERMAK assumes a characteristic weakening (Valenzminderung) of factors (Theory of Genastheny).

Upon his experiments, quite insufficient as they were, the author bases a theory of great scope in which there are points, no doubt, that draw the attention but which, as demonstrated above, was founded very insufficiently.

Notwithstanding this, the phenomena described by v. TSCHERMAK are important enough to justify new conformable experiments with other breeds.

So Mr. HOUWINK, after taking the advice of his scientific assistant of those days, the junior author of this paper, decided upon repetition of the experiments, with two breeds of widely diverging characters, which gave the best chances to show reciprocal differences, if these might arise.

In order to meet as far as possible the objections that could arise against the purity of the races, used by v. TSCHERMAK, he choose the Red Jungle Fowl, *Gallus gallus* (*G. bankiva*), which he had bred pure for several years before, and the Silky fowl *Gallus domesticus sericeus alba*.

## 2. FORMER INVESTIGATIONS.

The cross Bankiva  $\times$  Silky was made before several times by previous experimenters.

The Silky-feathering is a recessive character. This was already known to TEGETMEIER (1866) and DARWIN (1876).

BATESON (1909) treats of the heredity of the comb, the silky feathering and the pigmentation of the skin. DAVENPORT (1906) bred

only  $F_1$ 's. CUNNINGHAM started with two  $F_1$ 's of the cross Silky ♀ × Bankiva ♂, bred in the Zoological Society's Gardens. The Bankiva Cock was perhaps not absolutely pure, but there were no indications of crossbreedings in his pedigree.

The characters of these parents tally in the main with those of our material. viz.

Jungle fowl ♂.

Comb, single.

Colour of plumage, black red: breast and tailfeathers black, neck and saddle hackles yellowish red.

Skin, unpigmented: comb and wattles red.

Legs, clean, not feathered.

Feet, normal, four toes on each.

No crest on head.

Silky Fowl ♀.

Comb, small rose.

Colour of plumage, white.

Skin, black; comb and wattles black-red, earlobes blue.

Legs: feathered.

Feet, with double hallux on both.

Crest of feathers on head behind comb.

The 2  $F_1$  animals showed: bankiva-coloured plumage of normal structure, rose comb, black pigmentation of the skin, double hallux, leg-feathering, crest.

The author pointed out, that an other  $F_1$  in the „Zoo“ had a single comb. In relation to the double hallux all  $F_1$ 's were also not equal. In the Zool. Gardens the majority had double hallux on both sides, several had a normal and an abnormal foot. In the author's pair the cock had both feet normal, the hen both feet abnormal. In  $F_2$  CUNNINGHAM bred 10 chickens. In a diagram the segregation of characters is explained. This number is of course too small for accurate mendelian proportions.

Our knowledge of the inheritance of the characters we are occupied with, can be summarized as follows:

*Double hallux* is usually dominant to the normal four toed condition, but irregularities are exhibited, by all cases of polydactylism. Some families run a perfectly regular Mendelian course, others

contain members with only the normal four toes, which are still capable of transmitting the extra toe. The numbers in such families are not favourable to the suggestion that the irregularity is caused by a definite disturbing factor. (BATESON).

*Normal size of feathers on the hocks*, is dominant to elongation of these feathers to forms quills — the Vulture-hock — of fanciers. *The inheritance of the leg-feathering* is not quite plain. Feathered leg partially dominates over clean leg. HURST and DAVENPORT found dominance very irregular.  $F_1$  is intermediate and traces of leg-feathering are occasionally seen in the offspring of clean legged birds.

Since CUNNINGHAM's paper was written, we learned a great deal about this character by PUNNETT and BAILEY. We may resume their studies by PUNNETT's own words. So far as our present knowledge of the heredity of leg-feathering goes, we may say that in certain crosses it may behave as a single dominant, though dominance is always incomplete. In breeds with more heavily feathered legs there are grounds for supposing that two factors for leg-feathering may be present. Further it is possible that some strains of clean legged birds may carry an inhibitor for the feathered-leg character. The extent of the feathering shews considerable variation even in birds similarly constituted in respect of the factor or factors for feathered leg. Rarely a potentially leg-feathered bird may fail to shew even traces of the feathering. Probably clean-legged birds will be found in some cases to carry factors, hitherto not identified, which affect the extent to which the feathering is developed. In support of this is the fact that a clean legged bird, mated with a bird in which the leg-feathering is slight, may give offspring in which the legs are strongly feathered.

The *comb of the Silky* mostly is called a rosecomb. But this is not quite right. HOUWINK calls it a „crowncomb” (dutch kroonkam). We can describe it as a broad and short rather bloated comb divided at the posterior end into three points, and the surface of which shows brain-like windings and fissures.

BATESON describes the comb of the Silky as a rose with a trifid element, which causes its posterior end to be divided into three irregular points. This character is dominant. In  $F_2$  from Silky  $\times$  simple, regular rose combs are produced in those individuals which have the rose factor without this trifid element

BATESON's statements are for the most part confirmed by CUNNINGHAM, but he has a somewhat different interpretation. He got two  $F_2$ 's with a normal rose comb, that both had no crest. Therefore he identifies BATESON's trifold element with the crest-factor. We don't believe CUNNINGHAM to be right in this supposition.

Now a few words about the other characters. The peculiar *Silky-feather* is recessive to the normally webbed feather.

The *white colour* of the feathers is a recessive white. There are known at least two kinds of recessive white. BATESON supposes that colour can be produced only if two factors, which he calls X and Y are present.

The *crest-character* is dominant. BATESON points out that  $F_2$  of a cross: crest  $\times$  no crest, may contain individuals with crests far larger than those of the parent crested breed. This fact suggests that in breeds with small crests (e. g. Silky) the full development of the crest is kept in check by some other factor.

We shall discuss the pigmentation of the skin more in detail when treating of our own results.

### 3. OWN EXPERIMENTS.

Before and beside the reciprocal crosses, the parental breeds were bred pure for several generations. The experiments with the Jungle-fowl started in 1912, those with the Silky in 1916. In this year Mr. HOUWINK bought 1 Silky cock and 2 hens, from a well-known fancier at Nymegen — The birds were phenotypically pure and tallied with the standard of the breed. — One hen died in 1917 The resulting pair bred children in 1918 and grandchildren in 1919 of quite the same type, as they were themselves.

The parent cock [413.2] and hen [413.1] were quite alike apart from sex-differences. Only the cock had 4 toes, the hen 5; of course the crest of the hen was larger than that of the cock.

The Bankiva-birds used in these experiments 201.7 ♂ and 201.13 ♀ were children of the original pair 201.1 ♂ and 201.2 ♀ bought from Mr. J. D. HAMLYN the well-known animal-dealer in London and imported in 1912 directly from Java.

This does not entirely guaranty the purity of the import, as the wild jungle cocks sometimes pay visits to the domestic hens in the



deessa's and cross breeds of principally bankiva-characters may be the consequence of these matings.

The nomenclature of the Indian Red Jungle Fowl has been discussed lately by several writers. According to OGILVIE GRANT we call this species: *Gallus gallus*. ROBINSON & KLOSS however consider that the correct specific name is *Gallus ferrugineus* (Gmel), founded on Sonnerat's bird, probably from the Philippine Islands.

They distinguish three subspecies, viz the typical *G. f. ferrugineus*. This is the Malayan bird also occurring in Burma and Hainan. To the Javan race, distinguished by the dark colour of the hackles the authors assign the name *G. f. bankiva* (Temminck). The bird of the Indian continent receives a new name.

Mr. HOUWINK bred his jungle fowls in pure race from 1912 till 1921. During this time the stock was bred to the 5<sup>th</sup> generation. There were no indications of degeneration or decreased fertility till then. In a few cases differences appeared, viz once in lighter colour of plumage, once in slight leg feathering and once in green legcolour. Only the first of these deviations from the typical form might suggest a slight impurity of the wild material. Not only phaenotypically the parents and most of their offspring were quite alike to the representatives of this species in the Leiden-Museum, but also their habits and general appearance showed their wild origin. We hope to discuss the phenomena indicated above in a separate paper, but wish to point out emphatically, that the deviations denoted above, did not refer to the typical habitus nor to the size, the form of the comb, or any other character not mentioned above.

In the analysis of the results of our experiments, we tried to observe the greatest prudence as to those characters and therefore we draw our conclusions with a certain restraint, but our conviction is that the phenomena observed in the Bankiva-strain do not influence the results of our crossing-experiments in the slightest degree.

The first cross Bankiva ♀ × Silky ♂.

We used Bankiva 201.13♀ ( $F_1$  of the Bankiva-strain) and the originally bought Silky cock [413.2] ♂.

In 1918 7 chickens were bred, viz.

414.1♂, 414.2♂, 414.3♂ and

414.4♀, 414.5♀, 414.6♀. 414.7♀.

The uniformity of this pen was striking. All birds had a single comb with an fold just behind the culmen, lead-blue legs, more or less feathered, 4 toes and more or less pigmentation of the skin.

The cocks possessed a chestnut crest, rather the same plumage as the Bankiva but with lighter feathers in the hindneck than these have. They were much larger than the Bankiva's are and had the comb and gills more or less blue-red.

The hens had a slate brown crest, but for the rest the plumage of the Bankiva, excepted the lighter neckfeathers. They were also larger than the Bankiva hens and their combs and gills had the same colour as those of the  $F_1$  cock.

The first cross Silky  $\varnothing \times$  Bankiva  $\sigma$ .

In 1918 this cross gave no results. Only in the following year 7 chickens were born viz 4 cocks and 3 hens.

P Silky 413.1  $\varnothing \times$  Bankiva 201.7  $\sigma$ .

$F_1$  413.4; 413.5; 413.6; 414.7;  $\sigma \sigma$   
413.8; 413.9; 413.10;  $\varnothing \varnothing$  1)

Here too, the pen was quite uniform, apart of the fact that one cock and one hen had 5 toes. More striking differences than those existing between the reciprocal  $F_1$ 's were hardly imaginable.

All birds had a kind of rose comb broad and rather high. Mr. HOEWINK called it red-cap comb, but it did not agree quite with that of the Redcap-fowl. The skin was pigmented, but not very strong. Legs and feet were lead blue and feathered. The cocks had bankiva-colour and were much heavier than the Bankiva cocks are. The feathers of hind neck and saddle were remarkably darker than those of the reciprocal cross. The colour of comb and gills was more blue and the brown-red crest was black close behind the comb.

The hens were darker than bankiva hens, and therefore much darker than the hens of the reciprocal cross. They had, just as the Bankiva, but in a much higher degree, much black in the neckfeathers and an large black crest.

The homogeneity within the two  $F_1$  generations was striking. The

1) These numbers begin with 413.4, the original Silkies having been numbered by mistake 413.1-3.

birds were as like as two peas. This was the opinion of all the members who attended at the meeting of the Dutch Society for scientific culture where the birds were demonstrated.

In 1920 a new pen was bred from the same parents 413.1 Silky  $\times$  201.7  $\delta$  Bankiva 6 birds (4 cocks 413.11; 413.12; 413.13; 413.14 and 2 hens 413.15, and 413.16).

They all had a rose comb too.

It seemed therefore that a difference between the reciprocal crosses, not caused by heterozygosis of the parents, existed indeed. If we had limited our experiments to these animals and their offspring, our results would have been for a great deal in accordance with those of v. TSCHERMAK.

But by extension of the experiments this proved to be a mistake.

In the  $F_1$  bred from the Silky-mother only rose combs were developed, the  $F_1$  from Bankiva-mother gave only single combs.

We thought these results very curious, and resolved upon a repetition of both crosses with other birds the following year.

Now in the cross Bankiva 220.8  $\phi$   $\times$  Silky 446.1  $\delta$  18 pullets were born 11 with rose comb 7 with single comb.

In the cross with Silky mother we got from Silky 444.3  $\phi$   $\times$  Bankiva 202.6  $\delta$  an  $F_1$  of 5 birds all with rosecomb.

So in total the results were:

Bankiva-mother.			
Cocks.		Hens.	
rose comb.	single comb.	rose comb.	single comb.
630.1	414.1	630.7	414.4
630.4	414.2	630.10	414.5
630.16	414.3	630.11	414.6
<hr/>	630.2	630.12	414.7
3	630.3	630.13	630.9
	630.5	630.14	630.15
	630.6	630.17	<hr/>
	630.8	630.18	6
	<hr/>	<hr/>	
	8	8	

Or birds with rose comb 3  $\delta$  + 8  $\phi$  = 11

and birds with single comb 8  $\delta$  + 6  $\phi$  = 14.

## Silky-mother.

Cocks.	Hens.
413.4	413.8
413.5	413.9
413.6	413.10
413.7	413.15
413.11	413.16
413.12	413.4
413.13	624.5
413.14	7
624.1	
624.2	
624.3	
11	

Or 11 cocks and 7 hens all with rose comb.

First of all it is necessary now, to lay stress on the fact that our Silkies bred true in comb form. They always had the typical trifid rose comb and the jungle fowls never shew any deviation from their typical single comb.

Yet there is no doubt that the Silky cocks we used, were heterozygous as far as the comb factors are concerned. They possessed a factor for single comb.

The Silky hens we used, must have been homozygous for the rose comb (Silky-comb). Now, two things are possible.

1°. The heterozygous state of our silky cocks was only an accident and the homozygous state of the hens also. But then sometimes Silkies with single comb from a mating of two heterozygous parents should have been born. This did not happen at all in our breeds.

2°. The heterozygous nature of the comb factors in Silky-cocks is the regular state.

In the pure breed, if the hens are homozygous, as ours proved to be, even if all the cocks are heterozygous with a factor for single comb, never a pullet with single comb will be born.

The second supposition agrees with the results of our breeding experiments, the first doesn't. Therefore we incline to suggest that Silky-cocks form two sorts of gametes and Silky hens only one.

But still it so very desirable to continue these experiments, in order to solve this question.

As the present authors do not think there will be a good chance to continue them with the same material, now that Mr. HOUWINK's experiment-station in Meppel has been dissolved, they decided upon the publication and discussion of the results hitherto obtained, although these are not complete, hoping some one else will take up the problem.

Is it possible to explain these facts in the Mendelian way?

In poultry as far as our experience goes, the hens are heterozygous  $X Y$ , the cocks homozygous  $Y Y$  for the sex-factor. If our facts have something to do with the sex chromosomes, there must be a difference between the two  $Y$  chromosomes. The first  $Y$  chromosome, let us call it  $Y^r$  gives rose, comb, the second,  $Y^s$  single comb.

Our Silky hen would be  $X Y^r$  then, our Silky cock  $Y^r Y^s$ . In this case, breeding true hens with single comb  $X Y^s$  might be expected, but these are never observed.

It was also possible, that the  $X$  chromosome could cause the rose comb too; then the Silky hen should be  $X^r Y^r$ , the cock  $Y^r Y^s$ ; in this case the following combinations might exist:

$X^r Y^r$ ,  $X^r Y^s$ ;  $Y^r Y^r$ ;  $Y^r Y^s$ ,  
which should have a rose comb.

But hens  $X^r Y^s$  mated with cocks  $Y^r Y^s$  should give cocks with single comb, which do not exist.

Sex-linked inheritance therefore can not explain the differences in the genetic constitution of our Silky cocks and hens.

But the common mendelian inheritance (by means of an other chromosome) can also not give us an explanation. Suppose the Silky hen is called  $F f$  in relation to sex, the cock  $f f$ , and the chromosome causing the rose comb  $R$ , that causing the single comb  $r$ . Then the Silky hens are  $R R F f$  the cocks  $R r f f$ .

Now we get the following gametes.

♀  $R F$       ♂  $R f$ .  
     $R f$ .           $r f$ .

From the mating of these two can arise:

$R R F f$ : a hen with rose comb.

$R r F f$ .    "    "    "    "    "

$R R f f$ .    "    cock    "    "    "

$R r f f$     "    "    "    "    "

but by mating the heterozygous hen and cock, cocks with single comb must appear, and this is not the case.

The strange fact that Silky hens would be homozygous and Silky cocks heterozygous as far as combform is concerned, therefore can not be explained in the common mendelian way.

We only might say: Silky hens form rose comb gametes, Silky cocks rose comb and single comb gametes.

The results of the crosses with the Jungle-fowl agree very well with this supposition.

Mating a Silky hen with a Bankiva cock we cross rose gametes with single gametes and so all  $F_1$ 's, male or female are rose combs.

But mating a Bankiva hen with a Silky cock we cross single gametes with single and rose gametes, so we get a  $F_1$  consisting of birds with single comb and birds with rose comb.

All animals with rose comb in both  $F_1$ 's must be heterozygous for combform, and the animals with single comb, coming from the cross Bankiva ♀ × Silky ♂ breed true to comb-form while the former segregate.

This is illustrated in tables 1—6.

In the  $F_2$  of the cross Silky ♀ × Bankiva ♂, the combs shew many variations. The difference was not only between single and not-single (rose) comb, but the latter was so multiform in details, that we thought it better to reproduce a good deal of this  $F_2$  on a separate plate (plate 6).

This experience proves once more that the characters of the comb are not at all cleared up yet. The heredity of the comb needs further investigation.

We can't help discussing in short the results of these experiments regarding other characters as we are convinced that, even if our Bankiva strain should prove to be not entirely pure, they might be a welcome confirmation of former investigations or a guidance for later experiments.

### *The crest.*

In  $F_1$  of the first cross Bankiva ♀ × Silky ♂ the crest was gold brown in cocks (black just behind the comb), in hens the crest was

grey brown (the same colour as the neckfeathers) In  $F_2$  too the crest colour was almost the same as that of the whole plumage, viz: white in white birds, dark goldbrown in Bankiva-coloured cocks, grey brown in Bankiva-coloured hens.

But in the second cross Bankiva 220.8 ♀ × Silky 446.1 ♂ in  $F_1$  9 birds of 18 had a black crest (3 ♂ 6 ♀) there seemed to be a correlation between black crest and rose comb as only 3 of these black crested pullets (2—1) had a single comb.

In the  $F_1$  of the reciprocal cross, the cocks had a goldbrown crest with a black spot just behind the comb, or without this spot, the hens were black crested, with the exception of one hen (413.15) whose crestfeathers had the greybrown colour of those in the reciprocal cross (exp. 414).

This crest-colour was one of the characters our first reciprocal crosses did not agree in. It seemed to give a confirmation of the results VON TSCHERMAK obtained. But look! In the following year we had in experiment 413 (Silky mother) one exception, (just as VON TSCHERMAK described, but exp. 630 gave no fewer than 9 „exceptions”. This is a very good indication the differences VON TSCHERMAK found in his reciprocal crosses, were only a consequence of the heterozygous nature of the material he started with.

### *Colour of the plumage.*

Our results agree with those of former experimenters in relation to the colour of the plumage as a whole.

In both  $F_1$ 's the black-red-colour (Bankiva-colour) is dominant. Generally the pullets from the Silky-mother were remarkably darker than those from the Bankiva mother and this appears specially in the crest-colour.

Only this difference proved to be inconstant when the crosses were repeated, as the darker plumage and the black crest seemed to be linked.

In  $F_2$  no other colour than black-red and white came forth. Probably our Silky only missed the factor needed for the development of colour, but possessed kryptomere the factors for whole-colouring and black-red or partridge colour, characteristic for the Jungle-fowl. This agrees perfectly with the experience of BATESON. His experiments have shown that the cross even between normally

feathered recessive white, and the Silky gave exclusively whole-coloured birds in  $F_1$ . In  $F_2$  such birds gave 9 whole-coloured to 7 whites.

A few white birds in  $F_2$  had the chest and throat buff or chocolate brown, and in one hen the chest feathers had quite the same design as the back feathers. One bird 222.1. had a few brown feathers among the yellow ones in the tailcoverts.

With an eye to the phenomena of deviating plumage-colour in one of our Bankiva-pens we dare not pay too much attention to these facts, though we can't help, pointing out that our results entirely agree with CUNNINGHAM's on this subject. Such specimens as observed by both of us, give rise indeed to the supposition that some crossing-over takes place.

### *Legfeathering.*

The legfeathering proved to be incompletely dominant to clean-leg. In both  $F_1$ 's together  $25 + 18 = 43$  birds there was some variation in the extent of the feathering. In Silkies the legfeathering may be called strong. As our Silkies in pure breed did not show this variation, this phenomenon may be dependent either upon external influences or upon some factor of factors from the clean-legged Jungle fowl, in the pure-bred strain of which we occasionally observed, as we mentioned above, a slight leg-feathering in chickens bred from parents with absolutely clean shanks.

In  $F_2$  a still greater variation in the extent of legfeathering was shown than in  $F_1$ ; and clean-legged birds appeared. The ratio was:

Bankiva mother:	Silky mother	$F_2$ of recipr. $F_1$ 's
Legfeathering : 37	35	9
clean leg : 76	6	2
together:		
feathered legs : 81		
clean " : 84		

In these 81 birds with feathered legs are included 8 specimens which showed only traces of feathering. Since we know from PUNNETT's remarkable paper that phaenotypically clean-legged poultry genotypically may possess a factor for legfeathering, we think it very dangerous to suggest an explanation of the relation between birds with clean and with feathered legs. Perhaps we will revert to this point later.



*Pigmentation of the skin.*

The skin of our silkies was very dark blue (nearly black). The colour of the comb and gills was dark blue-red.

The  $F_1$  in both crosses was strictly intermediate. Nevertheless there was a rather wide variation in the skin colour even in  $F_1$  birds, e. g. in exp. 413 most birds are described, skin light blue, but in 413.9 we find skin darkblue. Nos. 413.13 and 413.14 had the skin nearly white and no. 413.12 yellowish green.

In the birds whose skin appeared nearly white the slight pigmentation could be shown much better in the fowls while plucked. The degree of pigmentation of the skin corresponds always with the more or less blue red colour of comb and gills.

In  $F_2$ 's the skin colour of both parents reappeared.

Although between the „white” skin of the Jungle fowl and the „black” of the Silky many shades of colour seemed to exist from nearly white to dark blue we were not able to test the skin colour in a really scientific way (e. g. by the tintometer) and therefore we must content ourselves with the assumption of three intermediates light blue, blue and dark blue:

As may be seen from the tables, there was not the slightest indication in our experiments of a sexlimited inheritance of the skin colour, as BATESON and PUNNETT found in their crosses of brown Leghorn and Silky. In  $F_1$  of Bankiva ♀ × Silky ♂ the skin-colour was lightblue in males and females of the first cross (exp. 414) in those of the second one the pigmentation fluctuated from light blue to dark blue both in cocks and hens.

The  $F_2$  was bred only from the pen 414 with light blue skin. Here all shades of colour appeared both in cocks and hens, but the results are so complicated that it would be useless to describe them in any detail.

In the  $F_1$  bred from Silky hen with Bankiva cock the cocks had a slight pigmentation while a part of the hens had a slight, the other part a well developed pigmentation.

It should be noticed that the skincolour of Bankiva fowl has a slight blue tinge, in comparison with white Leghorn, Partridge Wyandotte etc.

Perhaps this explains the difference between BATESON and PUNNETT's results and ours. CUNNINGHAM's experiments with Silky

♀ × Bankiva ♂ led him to the same conclusions as ours do us. He writes: „There is no need for such an assumption (the presence in the brown Leghorn of a sexlinked factor which can suppress or mask the development of the pigmentation) in the case of the Bankiva cock, but it must be noted that I have no experience of the opposite cross, Bankiva hen with Silky cock.”

It might be worth while quoting CUNNINGHAMS description of his anatomical researches on this subject. He writes: „I was led to consider the possibility of slight degrees of body pigmentation by the description of such degrees given by BATESON and PUNNETT in their recent paper in the Journal of Genetics vol. I no. 3. Accordingly I killed No. 10 of the F<sub>2</sub>'s, which had the white colour and Silky character in its plumage, and apparently normal colour in comb and skin, that is to say the comb etc. was blood red, and the skin, so far as could be seen between the feathers unpigmented. Before the bird was plucked, however, I noticed a ring of dark colour on the lips of the cloacal aperture. On further examination I found considerable pigmentation of the subcutaneous tissue of the abdomen behind the sternum, which was the cause of the darkening, above mentioned, of the lips of the cloaca. There was subcutaneous pigment on the tarsal joint and all down the tarso-metatarsus but none on the knee-joint. It occurred also on the elbow-joint of the wing and on the wrist-joint, but not at the shoulder-joint.

In all cases the pigment was visible externally as a darkening of the skin and under the microscope as a reticulum of pigmentcells in the connective tissue. On the peritoneum the pigmentation was slight but distinct, not only on the outer wall but also over the intestines, for example on the gizzard; the surface of the testes was also black over the anterior three fourth of the organ, while the posterior fourth was white”.

Further CUNNINGHAM describes a thorough examination of a normal specimen of *Gallus bankiva* as follows: „I found a little pigment in the subcutaneous tissue about the ankle joint posteriorly, but none in the periosteum; this pigment was merely a slight extension of the pigment on the inner surface of the skin, which extended down the tarsometatarsus as in the F<sub>2</sub> recessive.

In both cases the shanks appeared externally olive-green. In the Bankiva there was no pigmentation anywhere else, either in the

subcutaneous tissue of the abdomen or of the wring joints, nor in the peritoneum and the surface of the testes was white.

CUNNINGHAM from his researches draws the conclusion that the  $F_2$  birds taken at first sight as recessives at least one of them is not pure, and therefore segregation is not complete and perfect in the gametes as the Mendelian theory assumes.

The recessive character when it separates is no longer pure but is, at any rate in some individuals modified by a slight degree of the opposite character.

CUNNINGHAM then points out that no sexual difference in the  $F_1$ 's has been found to occur in the cross with which he has experimented nor in crosses with the Silky described by other naturalists. Discussing the explanation BATESON and PUNNETT give of their results, he also draws our attention to the differences in the degree of pigmentation of the skin in Leghorn and Bankiva, the shanks of the latter being pigmented while in the Leghorn they are unpigmented.

### *The Silky plumage.*

The normal plumage was completely dominant to Silky plumage in our  $F_1$ 's, just as other naturalists found. We only wish to lay stress on the fact that we believe to have observed in a few full-grown  $F_2$  birds transitions between normal and silky-feathers e. g. in 199.11 (table 1) and 584.4 (table 6) birds with a few nearly normal tailfeathers and quills.

### *Vulture hock.*

BATESON (MENDEL'S Principles of Heredity 1913 pg. 35, writes: normal size of feathers on the hocks, or tibiotarsal region is dominant to elongation of these feathers to form quills, the Vulture hock of fanciers. This is certainly not the case in our crosses. The  $F_1$ 's of Silky  $\times$  Bankiva are intermediate between the parents in relation to the tibiotarsal feathers. These are really much longer in  $F_1$ 's than they are in the Jungle Fowl. The only question, is how long they must be to get the name Vulture hock.

In our breeding notitions we mentioned a „vulture hock“ anywhere we found the feathers of the tibiotarsal region more or less elongated and having another structure than the normal feathers in this region possess. In  $F_2$ 's there was a great deal of variation in the length of the hock-feathers. We can't draw conclusions with certainty

on this point from our material but probably this character is ruled by more than one factor.

### *Double-hallux.*

Our experiments gave only a confirmation of the results of other naturalists. The double-hallux is dominant to normal toes. In our first cross Bankiva ♀ × Silky ♂ (exp. 414) we used a Silky cock with 4 toes on both feet. The whole offspring without any exception had 4 toes. In the second cross (exp. 630) the Silky cock 446.1 had 5 toes on both feet. In  $F_1$  of this cross we bred 8 chickens with 4—4, 10 with 5—5 toes.

In the reciprocal cross (exp. 413) the Silky-hen 413.1 had double-hallux. In  $F_1$  9 birds had a single, 4 a double hallux. Probably the Silky parent was heterozygous for this factor.

The  $F_2$ 's from birds with single hallux all bred true to this character. It behaved as a true recessive (vide tables 1 and 4).

## 4. CONCLUSIONS.

MR. HOUWINK'S reciprocal crosses of the Red Jungle Fowl (*Gallus gallus*) with the Silky Fowl did not give any confirmation to the theory of „Genasthenie“ by A. v. TSCHERMAK, although the first results seemed to do so. The differences observed in the reciprocal offspring though they may not be explained in the way of sexlinked inheritance, do not show a regular paternal or maternal dominance. The segregation though not always passing away with the normal mendelian ratios, did also not show a reversion of these ratios.

We think our experiments prove that cross breeding of „pure“ breeds can bring many surprises, by the fact that dominating characters may be heterozygous even in breeds, bred true for a great number of generations.

As to the heredity of the comb-form we cannot yet decide if the heterozygous state of the Silky cocks is a regular or incidental one. In the  $F_1$  from Bankiva mother single combs and crown combs appeared, in the reciprocal cross (with Silky mother) we got only crowncombs. The single combs always bred true in  $F_2$  and  $F_3$  the crown combs segregated and in their offspring several forms of rose comb appeared.

Concerning the heredity of the other Silky-characters we could give some confirmation of former experiences, but we did not observe any sex-linked inheritance of the pigmentation of the skin.

# REFERENCES.

1. BATESON, W., Mendel's Principles of Heredity. Cambridge 1913.
2. " " & PUNNETT, R. C., The Inheritance of the peculiar pigmentation of the Silky Fowl. Journ. of Genetics I. 1911.
3. CUNNINGHAM, J. F., Mendelian Experiments in Fowls. Proc. Zool. Soc. London 1912.
4. DARWIN, CH., Variation of Animals and Plants under domestication. I. II. Popular Edition London 1905.
5. DAVENPORT, C. B., Inheritance in Poultry. Publ. Carnegie Instit. Washington No. 52. 1906.
6. DAVENPORT, C. B., Inheritance of Characteristics in Domestic Fowl. Publ. Carnegie Instit. Washington No. 121. 1909.
7. HOUWINK, R., De hoenderrassen I. Assen 1909.
8. HURST, C. C., Experiments with Poultry. Rep. Evol. Comm. Roy. Soc. II 1905.
9. OGILVIE-GRANT, W. R., Catalogue of the Birds in the British. Museum. Vol. XXII 1893.
10. PUNNETT, R. C. and BAILEY, the late Major P. G. Genetic Studies in Poultry I. Inheritance of Leg-feathering. Journ. of Genetics VII. 1918.
11. ROBINSON, H. C., and KLOSS, C. BODEN, On the proper name of the Red Jungle Fowl from Peninsular India. Rec. Ind. Mus. XIX. 1920 (cited after Notice in the Ibis 1921.)
12. TEGETMEYER, W. B., The Poultry Book. London 1866 (cited after Darwin).
13. TSCHERMAK, A., von. Ueber das verschiedene Ergebnis reziproker Kreuzung von Hühnerrassen und über dessen Bedeutung für die Vererbungslehre. (Theorie der Anlagenschwächung der Genasthenie) Biolog. Zentralbl. XXXVII. 1917.

## EXPLANATION OF ABBREVIATIONS USED IN TABLES 1—6.

Every bird is characterised by two numbers. The first one indicates the number of the experiment in which it was bred. The second one shows the order in which the animals are numbered in the experiments. In a few exceptions of this rule where the first number doesn't indicate the number of the experiment the animal is bred in, this is put in  . The numbers of the birds with *not-single* comb (rose comb, crowncomb etc.) are in italics, those of birds with single comb not. Behind the number and the sign of sex we put as a suffix a short characteristic of the animal always in the same order.

The first letter regards plumage :

b = bankiva colour.

w = white

bs = bankiva silky feathered.

ws = white silky feathered.

(s) means feathers intermediate between normal structure and silky.

The next sign is a number indicating the toes.

4 = 4 toes on each foot.

5 = double hallux on both sides.

4—5 = one foot normal and the other with double hallux.

5—6 „ „ double hallux „ „ „ 6 toes.

Then follows the pigmentation of the skin.

z = black.

db = dark blue.

bl = blue.

lb = light blue.

w = without pigmentation.

The next letter regards the crest.

c = crest gray brown in ♀, goldbrown in ♂ if bankiva coloured, otherwise white.

c = crest in ♂ brown, black just behind comb.

c = „ black.

The last letters concern the legfeathering and the vulture hock.

(lf) = slight legfeathering.

lf = feeble legfeathering.

lf = legfeathering moderate.

LF = legfeathering strong.

(v) = slight elongation of the hockfeathers.

v = moderate " " " "

v = real vulture hock.

The absence of a letter concerning a character means the absence of the character. In this negative way are indicated: no crest, clean leg; no vulture hock.

## EXPLANATION OF THE PLATES.

### Plate I.

Bankiva-Silky. Bankiva-female 201.13 mother of the first cross.  
P and F<sub>1</sub> Silky-male 446.1 father " " second "  
Four specimens of the first cross: exp. 414. The whole breed of exp. 630.

### Plate II.

Bankiva-Silky Different types of F<sup>2</sup> and F<sub>3</sub> birds, all belonging to the offspring of the first cross (experiment 414).

### Plate III.

Silky-Bankiva Silky-female 431.1 (this specimen takes the place of no. 413.1), of which there is no good foto), Bankiva-male 201-7, the parents of the reciprocal cross and a good deal of the birds of the reciprocal F<sub>1</sub> (experim. 413 and 624).

### Plate IV.

Silky-Bankiva F<sup>2</sup> Those of the reciprocal F<sup>2</sup>'s, we had a foto of, are figured here, in order to give an idea of the variations in rose comb-structure, within this generation.





## BANKIVA-SILKY.

Table II.

F <sub>2</sub>	199.13 ♀ ×	199.6 ♂	200.3 ♀ ×	199.4 ♂	200.4 ♀ ×	417.4 ♂	417.14 ♀ ×	199.7 ♂
	b. 4. lb. c. lf. v.	b. 4. bl. c. lf.	b. 4. lb. c. lf.	b. 4. lb. lf.	b. 4. lb. lf. (v.)	b. 4. lb. lf. v.	bs. 4. lb. c. lf. (v.)	bs. 4. lb. (lf.)
F <sub>3</sub>	599. 1 ♂ w. 4. z. c. (lf.). 599. 2 ♂ w. 4. z. c. LF. v.		600. 1 ♂ b. 4. db. lf.		635. 1 ♀ b. 4. lb. LF. v. 635. 2 ♂ b. 4. db. LF. v. 635. 3 ♂ b. 4. db. lf. v. 635. 4 ♂ b. 4. lb. LF. v. 635. 5 ♂ b. 4. lb. LF. v. 635. 6 ♂ b. 4. w. lf. (v.). 635. 7 ♀ b. 4. db. lf. (v.). 635. 8 ♀ b. 4. z. lf. (v.). 635. 9 ♀ b. 4. z. LF. v. 635. 10 ♂ b. 4. db. lf. v.		603. 1 ♂ ws. 4 (c) 603. 2 ♂ ws. 4 z. c. N.B. 603. 3 ♂ bs. 4 db. c. lf. (v.). 603. 4 ♂ bs. 4 bl. lf. (v.). 603. 5 ♀ ws. 4 z. c. 603. 6 ♀ bs. 4 bl. lf. (v.). 603. 7 ♀ bs. 4 bl. c. lf. (v.).	N.B. N.B. N.B. N.B. N.B. N.B. N.B. N.B. N.B. N.B.

N.B. On the legs of 603. 1 and 603. 2 2 rows of red scales just as G. Sonnerati! Leg in 603. 1 nearly flesh-colour. In 603. 2 the scales shining through the lead colour.

## BANKIVA-SILKY.

Table III.

P. Bankiva 220. 8 ♀ b. 4. w. × Silky 446. 1 ♂ ws. 5. z. LF. v.

F <sub>1</sub>	630.1	♂ b. 4. bl. c. LF. v.		630.7	♀ b. 5. lb. c. LF. v.
	630.2	♂ b. 4. bl. c. (lf.).		630.9	♀ b. 5. bl. c. lf.
	630.3	♂ b. 4. bl. c. lf. v.		630.10	♀ b. 5. bl. c. (lf.).
	630.4	♂ b. 5. bl. c. lf. v.		630.11	♀ b. 4. bl. c. lf. (v.).
	630.5	♂ b. 5. bl. c. (lf.).		630.12	♀ b. 5. db. c. lf. v.
	630.6	♂ b. 4. bl. c. lf.		630.13	♀ b. 5. bl. c. lf. (v.).
	630.8	♂ b. 5. bl. c. LF. v.		630.14	♀ b. 4. bl. c. lf. (v.).
	630.16	♂ b. 4. bl. c. lf. (v.).		630.15	♀ b. 4. db. c. (lf.).
				630.17	♀ b. 5. db. c. (lf.).
				630.18	♀ b. 5. bl. c. lf. v.

## SILKY-BANKIVA.

P

Silky 413.1 ♀ &gt;

ws. 5. z. c. LF. v.

F <sub>1</sub>	413.15 ♀ b. 4. lb. c. lf.	×	413.12 ♂ b. 4. lb. c. lf. v. 1)	413.8 ♀ b. 4 lb. c. lf. (v.)	×	413.4 ♂ b. 4 lb. c. lf. v.
F <sub>2</sub>	636.1 ♂ b. 4. db. c. LF. v. 636.2 ♂ (b). 4. z. LF. v. 636.3 ♂ b. 4 w. c. ! 636.4 ♂ bs. 4. lb. c. LF. v. 636.5 ♀ bs. 4. db. c. lf. v. 636.6 ♀ b. 4. bl. c. 636.7 ♀ b. 4 db. c. lf. v. 636.8 ♀ b. 4. bl. c. (lf.)			584.1 ♂ b. 4. bl. c. lf. (v.) 584.2 ♂ b. 4. lb. c. lf. v. 584.3 ♀ b. 4. w. c. (lf.) 584.4 ♀ b(s). 4. w. c. lf. v. 584.5 ♂ ws. 4. lb. c. lf. 584.9 ♂ w. 4. bl. c. 584.10 ♀ w. 4. w. lf. v. 584.11 ♀ w. 4. bl. lf. (v) 584.12 ♀ b. 4. w. c. lf. (v.) 584.13 ♂ b. 4. db. c. lf. v.		

1) Skin more exactly yellowish green.

## SILKY-BANKIVA.

F<sub>1</sub>

Cross of the

413. 10 ♀ ×

b. 5. lb. c. lf.

F <sub>2</sub>	587.6 ♂ bs. 4. z. c. lf. v.	587.7 ♂ b. 4. w. c. LF. v.	587.8 ♂ b. 4. bl. c.	587.9 ♂ b. 4. bl. c. LF. v.	578.10 ♂ ws. 4-5. bl.
----------------	--------------------------------	-------------------------------	-------------------------	--------------------------------	--------------------------

Table IV.

Bankiva 201.7 ♂

b. 4. w.

413.10 ♀	×	413.5 ♂	413.9 ♀	×	413.7 ♂	4135. ♂ b. 4. lb c. lf.
b.5. lb.c. lf.		b.5. lb.c. lf.	b.4. lb.c. lf.(v.)		b.4. lb.c. lf. (v.)	413.11 ♂ b. 4. lb.c. lf(v.)
						413.13 ♂ b. 4. lb. c. lf v.
						413.14 ♂ b. 5. lb. c. (lf.)
						413.16 ♀ b. 5. lb.c. lf.(v.)
637.1 ♂ b.		4 bl. c. LF v.	585.1 ♂ b.		4. bl c.	
637.2 ♂ b.		5. w. c. LF. v.	585.2 ♂ bs.		4. lb c. lf. v.	
637.3 ♂ b.		5. w. c. lf. (v.)	585.3 ♂ bs.		4. bl. c. (yel-	
637.4 ♀ bs.		5. bl. lf.			low) lf.	
637.5 ♂ b.		5. lb. c. lf.	585.4 ♂ ws.		4. z. c. lf. (v.)	In F <sub>2</sub> 11 birds from
637.6 ♀ b.		4. w. c. lf. (v.)	585.5 ♂ bs.		4. w. c. lf.	42 had a single comb.
637.7 ♀ ws		5. z. lf.	585.6 ♀ w.		4. db. lf (v.)	Ratio nearly 1 : 3.
637.8 ♀ w.		5. z. c. lf (v.)	585.7 ♂ b		4. w.	
			585.8 ♀ b.		4. db. lf.	
			585.9 ♂ bs.		4. db (lf.)	
			585.10 ♀ w.		4. z. lf.	
			585.11 ♂ b.		4. w. lf.	
			585.12 ♂ bs.		4. z. c. lf (v.)	
			585.13 ♀ b.		4. z. c. LF v	
			585.14 ♂ b.		4. w. c. lf v.	
			585.16 ♀ b.		4. z. c. lf. v.	
			585.17 ♀ bs.		4. bl. c. lf.	

reciprocal F<sub>1</sub>'s.

414. 2 ♂.

b. 4. lb. c. lf. v.

Table VI.

587.11 ♂	587.12 ♂	587.13 ♀	587.14 ♀	587.15 ♀	587.16 ♀
w.4.z.c.LF.v.	w. 4. z. c. lf.	b.4.bl.c.LF.(v.)	b.4 bl.c.LF.v.	w.5.z. LF. v.	w. 5. z. c. (lf.)

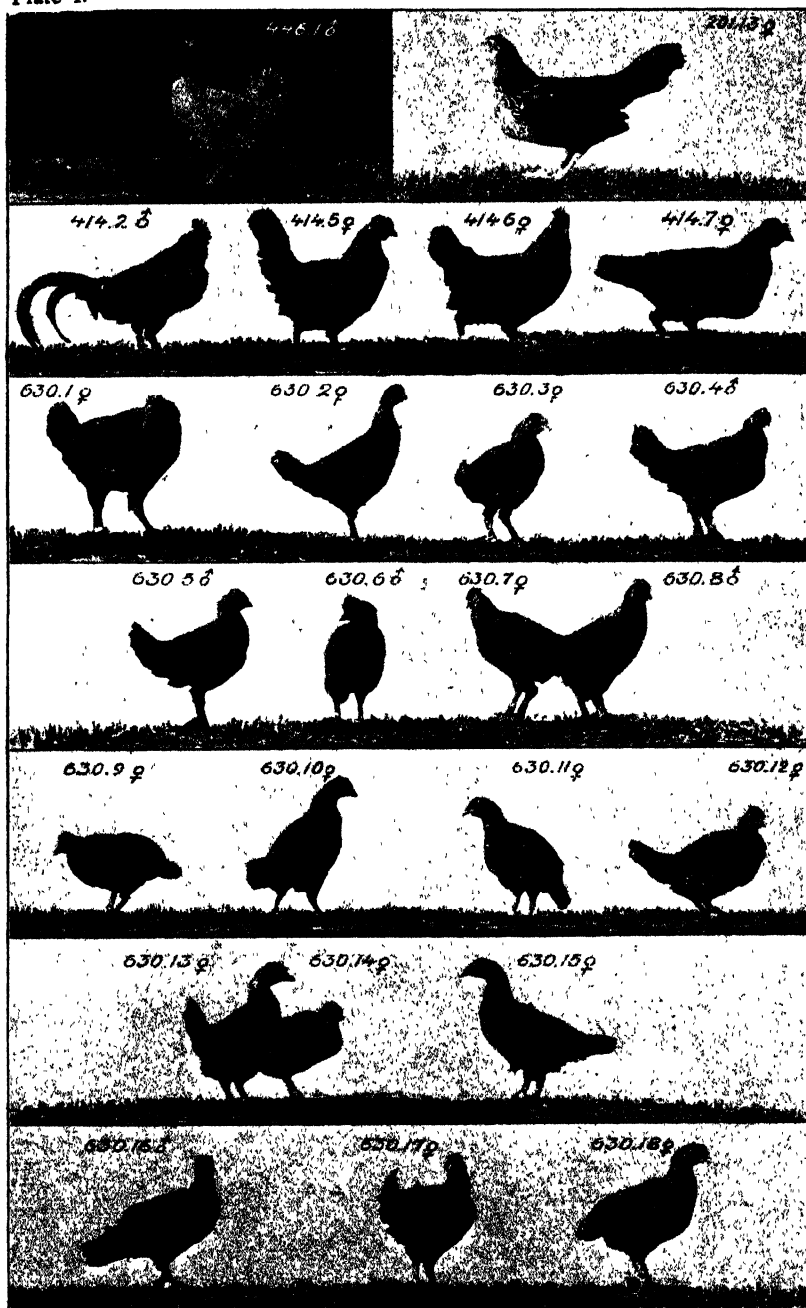
SILKY-BANKIVA.

Table V.

P.

Silky 444.3 ♀ × Bankiva 202.6 ♂.

F <sub>1</sub>	624.1 ♂	624.2 ♂	624.3 ♂	624 4 ♀	624.5 ♀
	b. 4. lb. c lf v.	b. 4. lb. c. lf. v.	b. 5. bl. c. lf. (v.)	b. 5. z. c. lf. (v.)	b. 5. lb. c. lf. v.



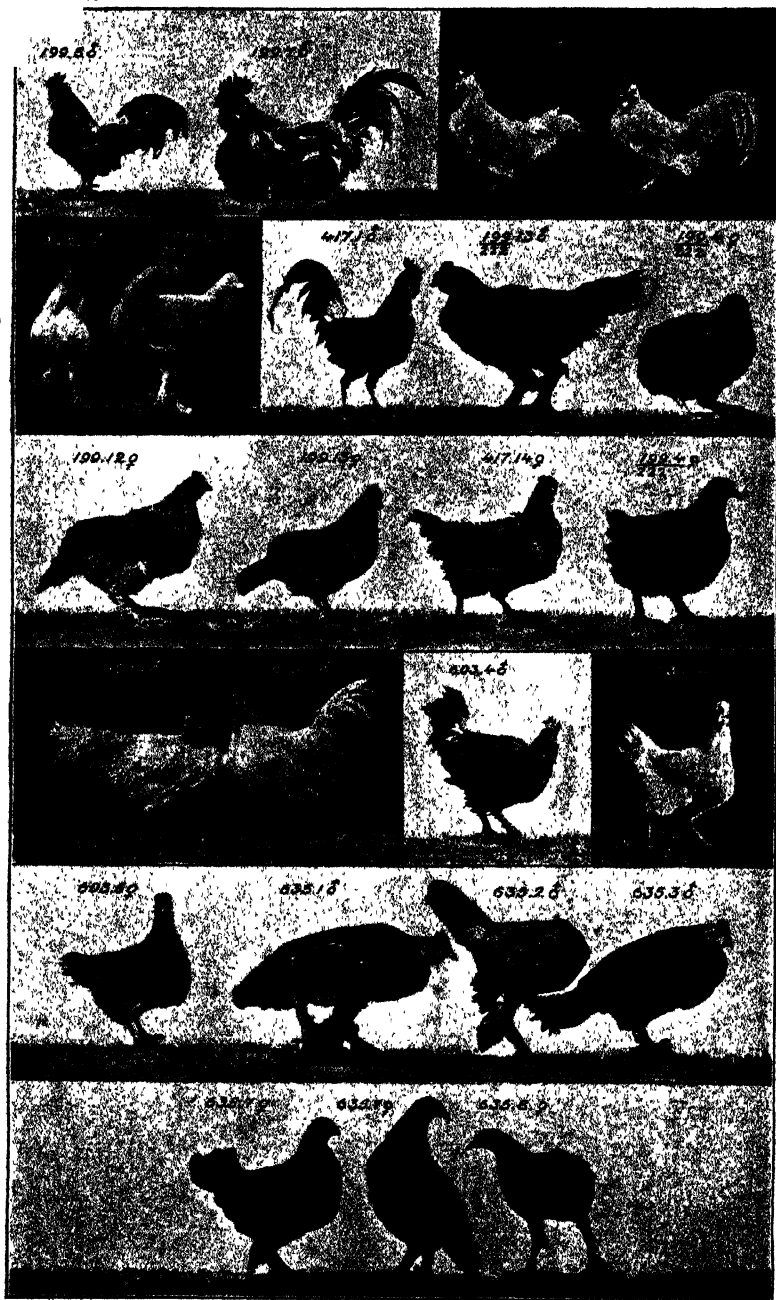
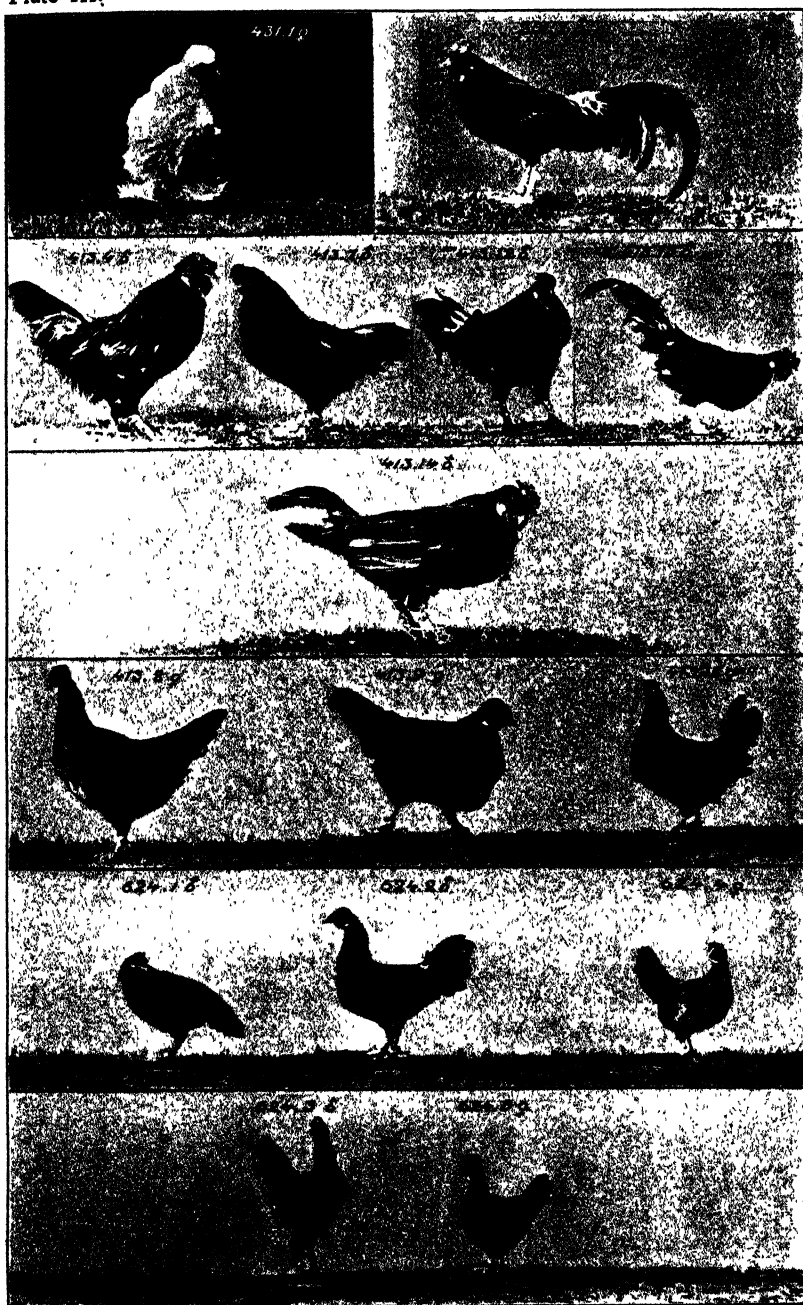
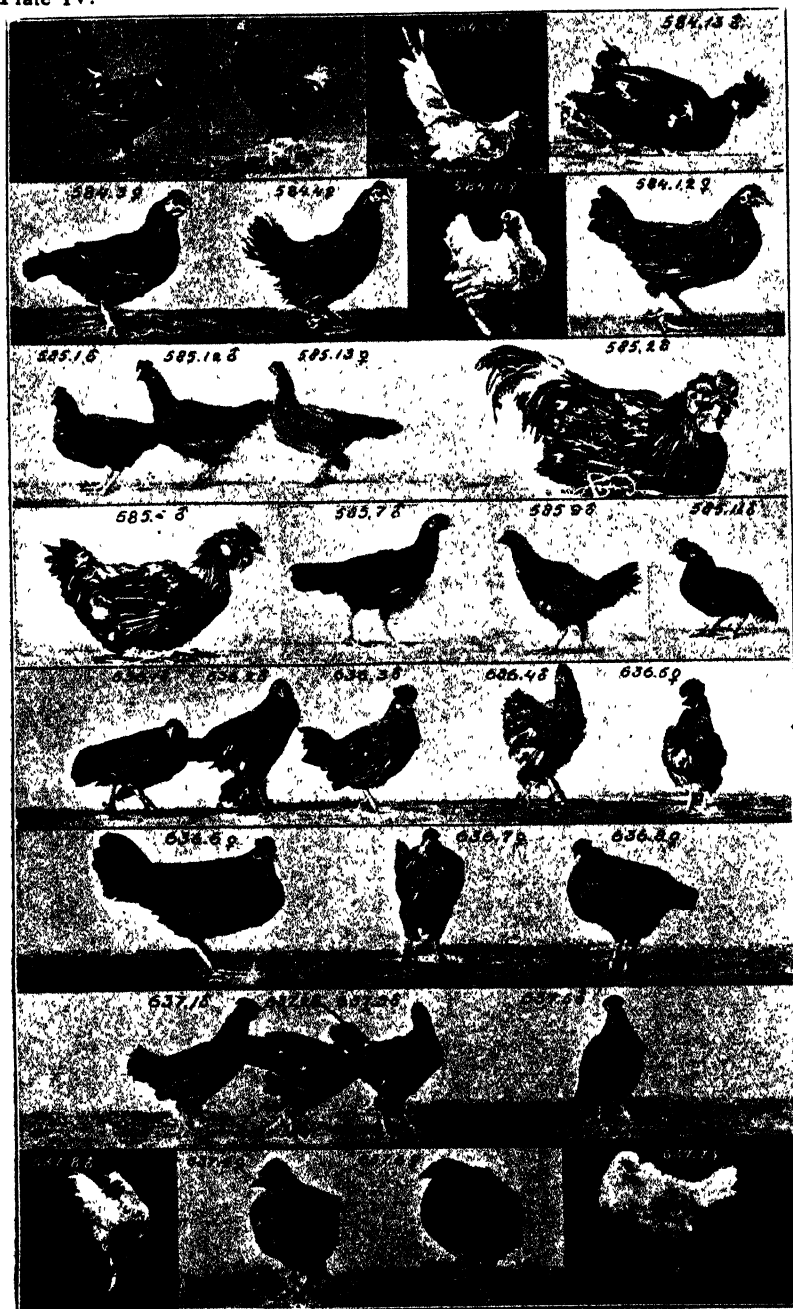


Plate III.







## BOEKBESPREKING.

ALVERDES, F., 1921. Rassen- und Artbildung. (Schaxels Abhandl. z. theoret. Biologie. Heft 9. 118 pp. Berlin, Borntraeger, 1921).

Het standpunt, dat ALVERDES inneemt in deze reeks van beschouwingen over verschillende vragen, die met het ontstaan van rassen en soorten samenhangen, wordt het beste gekenmerkt door dit citaat: „We moeten hieraan vasthouden, dat wij als natuuronderzoekers, willen we ons een zoo eenvoudig mogelijke werkmethode maken, het levensproces totdat het tegengestelde bewezen is, moeten beschouwen als een complex van deels min of meer naast elkaar zelfstandig verloopende, deels in elkaar grijpende chemisch-fysiologische processen”. Dat standpunt is wellicht aanvechtbaar, het is ongetwijfeld het in de moderne genetica meest gewenschte, indien we een onbevooroordeelden kijk willen krijgen op de zeer heterogene vraagstukken waarover dit boekje handelt. Schr. heeft zijn werk na de inleiding verder verdeeld in de volgende hoofdstukken: 2) het samenwerken van inwendige en uitwendige factoren, waarin hij tegenover de „Eigengesetzlichkeit”, die vooral in de oudere litteratuur aan alle levensverschijnselen werd toegekend, de opvatting van die verschijnselen als op chemisch-fysiologischen ondergrond steunend, verdedigt en waarin hij vooral den nadruk erop legt, dat uitwendige factoren alleen, evenmin als inwendige (genotypische) factoren alleen, niets kunnen tot stand brengen, omdat ze beide moeten samenwerken. Het derde hoofdstuk geeft een beschouwing over „Vorfragen”, d. z. voornamelijk de kwesties van doelmatigheid en aanpassing; geen „Ohnmacht”, maar ook geen „Allmacht” der selectie.

Hoofdstuk IV geeft een uiteenzetting van wat onder „Reine Phaenovariationen” verstaan worden moet. Dit begrip van JOHANN-

SEN is gelijkwaardig aan den zin van BAURS „modificatie” en hier heeft dus in den genotypischen aanleg geenerlei verandering plaats. Toch valt omtrent phaenovariationen nog wel het een en ander op te merken: verschijnselen als exogené en endogene oorsprong daarvan, een mogelijk „eversporting” karakter, nawerking en de nabootsing van een verandering in genotypische constitutie daardoor, KAMMERERS proeven en derg. m. worden door ALVERDES in dit hoofdstuk besproken. Verandering van genotype kan alleen geschieden door mutatie (hfdst. V) en door factorenkombinatie (hfdst. VI). Beide processen worden door schr. als mogelijk beschouwd: „Im Abschnitt über die Mutationen wurden Vorgänge aufgezeigt, welche sich mit weit grösserer Wahrscheinlichkeit auf spontane Abänderungen der Reaktionsnorm als auf eine Faktorenkombination zurückführen lassen. Jene Auffassung entbehrt also bisher durchaus der Grundlage, dass die Erbfaktoren völlig unveränderte Grössen seien. Abänderungen des Genotypus ergeben sich daher nicht bloss aus der verschiedenen Kombination des von Anbeginn an Vorhandenen; wir müssen vielmehr annehmen, dass auch eine tatsächliche Umformung der Erbmasse möglich ist. Solche Umgestaltungen geschehen nach der hier vertretenen Auffassung nicht durch übernatürliche Kräfte, sondern infolge Umlagerungen chemischer Körper innerhalb der lebendigen Masse, welche auf Grund chemischer Affinitäten vor sich gehen.”

Tenslotte een hoofdstuk over „Bisheriges und Zukünftiges,” waarin deze uitspraken treffen: „Von welcher Seite wir auch das Evolutionsproblem herantreten mögen, der Ursprung der genotypischen Aenderungen bleibt bisher stets im Dunkel”. „In Zukunft muss es das Bestreben der Forscher sein, das Wesen der Mutationen zu ergründen.” „Sodann ist es dringend erforderlich, festzustellen ob es *bestimmt gerichtete Mutationsreihen* gibt”. „Die bisher beobachteten Mutationen erfolgten stets ohne Rücksicht auf Nützlichkeit und Schädlichkeit.”

In het kort, het is een boekje met zeer veel aantrekkelijke opmerkingen, waarin tal van belangrijke en cardinale kwesties in het licht van modern onderzoek en op grond van schrijvers physiologisch-chemisch uitgangspunt bekeken worden. Als bezwaar er tegen zou ik willen aanvoeren dit, dat er teveel verwijzingen naar litteratuur in voorkomen, die weinig of niet verwerkt zijn,

dat het geheel daardoor wat onsaamenhangend schijnt. Maar belangstelling van den geneticus verdient het boekje zeker.

SIRKS.

Archiv für Rassen- und Gesellschaftsbiologie, 1922. Band XIV Heft 1. (München J. F. LEHMANN, 1922).

Het bekende tijdschrift, dat tevens wetenschappelijk orgaan van de Deutsche Gesellschaft für Rassenhygiene is, heeft al een lange en eervolle loopbaan achter zich, al waren ook bij zijn verschijnen in de laatste jaren de moeilijkheden steeds merkbaarder. Nu is het in handen van een nieuwen uitgever gekomen en als gevolg daarvan de eerste aflevering van deel XIV thans verschenen. We wenschen gaarne bij de herleving de hoop uit te spreken, dat het tijdschrift zal blijven geven wat het nu brengt: naast origineele verhandelingen en besprekingen ook een zeer dankbare rubriek: overzicht van tijdschriften, en het zal dan zeker even welkom blijven als het tot nu toe was.

SIRKS.

ARRHENIUS, OLOF, 1921. Species and Area. (Journ. of Ecology IX. 1921 p. 95—99).

Schr. zoekt naar een verband tusschen de rijkdom aan planten van een bepaald gebied, en de grootte van dit gebied. In 1920 werd door hem voor dit verband de volgende, empirisch gevonden, formule opgesteld:

$$\frac{y}{y_1} = \left( \frac{x}{x_1} \right)^n,$$

waarin  $x$  het aantal soorten voorstelt, dat groeit binnen de grenzen van het gebied  $y$ , en  $x_1$  hetzelfde binnen  $y_1$ , terwijl  $n$  eene constante voorstelt. Nu wil Schr. echter nagaan, of deze formule ook bruikbaar is voor het aantal planten behoorende tot bepaalde planten-gemeenschappen, formaties en dergelijken, en niet alleen voor grootere florale-districten. In dit opzicht onderzocht hij 13 verschillende formaties, als: *Calluna-Pinus*-woud, *Vaccinium-vitis*-

*Pinus*-woud, *Empetrum*-moeras, kustformatie enz., en komt tot het resultaat, dat ook hier zijne formule opgaat.

De constante  $n$ , die hij eerst voor volkomen stabiel gehouden had, blijkt echter voor enkele formaties zeer van het gemiddelde af te wijken. Dat hij aanvankelijk  $n$  volkomen constant gevonden had, is het gevolg hiervan, dat hij eerst met complexen van plantengemeenschappen en formaties gewerkt had, en daarbij natuurlijk een tamelijk constant gemiddelde gevonden. Deze onvastheid der constante stelt dus de doorvoerbaarheid der gegeven formule eenigszins op losse schroeven. Volgens Schr. geeft desalniettemin de formule de mogelijkheid, de relatieve rijkdom of armoede van een floraal gebied te bepalen.

Schr. verzet zich tegen de opinie, dat er zeer bepaalde wetten zouden zijn, die de planten-formaties beheerschen, dat een plantengemeenschap eene eenheid zou zijn met even bepaalde grenzen als een species. Op mathematische gronden komt hij tot de conclusie, dat de soorten in eene formatie verspreid zijn volgens de regels der waarschijnlijkheid. „The number of species increases continuously as the area increases.”

Planten-gemeenschappen zouden dus in elkaar over kunnen gaan zonder besliste scheidslijnen.

J. P. BANNIER.

ÄKERMANN, Ä. 1921. Untersuchungen über Bastarde zwischen *Epilobium hirsutum* und *Epilobium montanum*. (Hereditas II, 1921, p. 99—112, 8 fig.).

Schr. voerde reciproke kruisingen uit tusschen *Epilobium hirsutum* en *Epilobium montanum*, om te onderzoeken of twee in het wild gevonden Epilobiën misschien bastaarden konden zijn tusschen deze beide species. Reeds spoedig bleek, dat dit zeker niet het geval was. De planten, die uit deze kruisingen in Schr.'s proeftuin optraden hadden niet alleen een geheel ander uiterlijk dan de wilde vormen, maar tevens vertoonden zij de volgende eigenaardigheid. Zij bleven zeer klein, ongeveer  $\frac{1}{3}$  à  $\frac{1}{4}$  van de normale grootte, en hadden een typische gedrongen *nanella*-vorm die wel eenigszins aan *E. montanum* deed denken, doch waarin niets te

onderscheiden was, wat op een *hirsutum*-verwantschap wees. Bloemknoppen traden gewoonlijk wel op, maar slechts een enkele maal openden de bloemen zich. Tot vruchtzetting kwam het nooit. Verder bezaten de bastaarden veel meer anthocyaan in hun bladeren dan de ouders.

De reciproke bastaarden vertoonden in hunnen dwergvorm geheel gelijken habitus. Dit is in tegenspraak met de resultaten van COMPTON, die wanneer hij *hirsutum* als moeder gebruikte ook den dwergvorm kreeg met slechts enkele krachtiger spruiten, terwijl de spruiten van den bastaard *E. montanum* ♀ × *E. hirsutum* ♂, allen veel krachtiger waren. Ook LEHMANN, die kruisingen uitvoerde tusschen andere *Epilobiën*, zag duidelijke verschillen in de reciproke bastaarden.

Het bleek Schr. nu, en in verband hiermede zouden ook COMPTON's resultaten te verklaren zijn, dat de bastaarden zeer sterk modificeerbaar zijn. Reeds planten, die in de schaduw van eenen boom groeiden, vertoonden eene veel krachtiger gestalte en veel minder anthocyaan dan de aan het volle zonlicht blootgestelden. Aan diffuus licht blootgestelde bastaarden, die tevens veel water kregen, ontwikkelden zich volkomen normaal. Zij kregen ongeveer de grootte van *E. montanum*, terwijl de bloemen meer op die van *E. hirsutum* geleken. Verscheidene andere eigenschappen waren ongeveer intermediair. Zaad leverden deze bastaarden niet, waarschijnlijk tengevolge van ondeugdelijk pollen — iets, wat reeds eerder bij *Epilobium*-bastaarden opgevallen was —, maar de vrouwelijke geslachtsorganen fungeerden normaal, want bij terugkruisingen met de ouders als pollenleveranciers, ontstond eene normale nakomelingschap, die echter zeer sterk splitste.

Schr. deed ook nog proeven, om na te gaan, welke uitwendige factoren modificeerend kunnen werken. Hieruit besluit hij slechts, dat de bodemgesteldheid niet van invloed is, terwijl de watertoevoer evenmin eene allesbeslissende rol speelt. Misschien zouden diffuus licht en rijkelijke watertoevoer beiden tegelijk, of ieder op zich zelf in overmaat, een normaal uitgroeien van den bastaard kunnen bewerken.

Deze zeer sterke modificeerbaarheid der  $F_1$ -bastaarden is iets nieuws. Het is echter lang niet onmogelijk dat meerdere slecht gediende bastaarden bij zulke proeven iets dergelijks vertoonen.

De analogie met *Oenothera nanella* deed Schr. aan de mogelijkheid denken van eene bacterie in de weefsels. Maar hiervan werd niets gevonden.

J. P. BANNIER.

BLAKESLEE, A. F. 1921. A graft-infectious disease of *Datura* resembling a vegetative mutation. (Journ. of Gen. XI. 1921. p. 17—36. pl. II—V).

Ofschoon geenszins is komen vast te staan, dat de door BLAKESLEE gevonden abnormaliteit behalve op een phytopathologischen, ook op een genetischen grond berust, is het bovenstaande artikel toch in een erfelijkheidstijdschrift gepubliceerd, en wel in de eerste plaats, omdat de gevonden abnormaliteit zeer veel gelijkenis vertoont met de overerfbare *inermis*-eigenschap bij *Datura*, maar voornamelijk, omdat genetici meer met *Datura* in aanraking komen dan phytopathologen, en het voor de eersten dus van groot belang is, ook de pathologische eigenschappen hunner objecten te kunnen beoordeelen. Om deze reden ook is eene vermelding van Schr.'s zeer merkwaardige, maar nog lang niet afdoende verklaarde vondst hier zeker op haar plaats.

Schr. vond in zijne cultures van *Datura Stramonium*, en ook op enkele plaatsen in het wild eene zeer afwijkende vorm, die hij in zijn eerste publicatie hierover reeds dadelijk met de Amerikaanse ruimheid van het woord als een „mutation” bestempelde. De afwijkingen bestaan hierin, dat de bladeren, reeds van zeer jonge stadia af, zeer sterk insnijdingen en tanden vertoonen; verder, dat de bloemkroon veel dieper gespleten is dan normaal, terwijl de antheren veelal verschrompeld en daarbij steriel zijn. Maar naast deze en enkele andere kleinere eigenaardigheden is de voornaamste eigenschap van de door Schr. met de naam *Quercina* (Q) aangeduide vorm, dat de vruchten geheel of grootendeels stekelloos zijn, dus de *inermis*-eigenschap bezitten bij normaal vruchtmodel.

Daar de Q.'s geen pollen bezitten, en *Datura* een zelfbestuiver is, moesten de resultaten nagegaan worden van de kunstmatige bestuiving der Q's met normaal pollen, en die van het toevallige.

optreden van deze kruising op het veld. Terwijl in de *Datura*-cultures spontaan gemiddeld  $11\frac{1}{4}\%$  *Quercina*'s optreedt, bleek, dat bovengenoemde kruising: *Quercina* ♀ × normaal ♂ voor  $79\%$  Q's opleverde. Door de vrouwelijke gameten wordt dus de Q-eigenschap op  $79\%$  van de nakomelingschap overgebracht.

Schr. ging ook na, of eene vrucht, die de Q.-habitus sterk vertoont een duidelijk hooger percentage *Quercina*'s levert dan eene vrucht, die de eigenschap minder bezit — tusschenvormen zijn namelijk niet zeldzaam. Hij meent uit zijn over dit verband gedane onderzoekingen tot bevestiging van bovengestelde vraag te mogen besluiten, al spreekt hij ook van „very roughly proportionate”. Zijn cijfers, die gelukkig alle gepubliceerd werden, zijn echter zoo weinig overtuigend, dat men, er onbevooroordeeld tegenoverstaand, noch eene bevestiging, noch eene ontkenning daarin kan zien.

Planten, die de Q-eigenschap bezaten, waren soms in jeugdigen toestand oogenschijnlijk nog zeer normaal, en droegen wel pollen, ofschoon later bleek, dat de vruchten en bladeren tenslotte de *Quercina*-habitus hadden aangenomen. Uit kruisingproeven met dit pollen meent Schr. ook te mogen opmaken, dat de Q-eigenschap eveneens door de mannelijke gameten overgebracht kan worden. Ook in dit opzicht kan ik echter in de cijfers geen bewijs zien.

Uit het optreden op lateren leeftijd der abnormale verschijnselen, uit de gelijkenis der *Quercina*-bladeren met mozaïkzieke *Solaneae* en ook uit de reeds in vroegeren tijd over de *Quercina*-eigenschappen gedane waarnemingen, besluit Schr., de oorzaak veeleer in ziektegronden te moeten zoeken dan in genetische.

Hierom voert Schr. infectie- en entproeven uit, met het zeer opvallende resultaat, dat noch door het wrijven van normale bladeren met abnormale, noch door naaldinjecties een normale plant de Q-eigenschappen overneemt, maar dat bij entproeven met normale takken op Q-takken en omgekeerd, steeds de later gevormde bladeren en vruchten der eerst normale plant de Q-eigenschappen aannamen. Dit geeft dus een zeer aanmerkelijken steun aan de onderstelling, dat we hier met een ziekte-toestand te maken hebben. En hierom spreekt Schr. dan ook over een „Graft-Infectious Disease.”

Ook andere *Solaneae* bleken; zij het in mindere mate bij enting met Q. *Datura*'s „geïnfecteerd” te worden.



Jammer is het, dat Schr. met resultaten, die slechts de mogelijkheid van de gegeven uitleg wettigen, tracht bewijzen te leveren. Want hierdoor is men geneigd zich eenigszins sceptisch tegenover het heele onderzoek te stellen,

Aan het slot geeft Schr. toe, dat er veel is, dat aan een erfelijkheidsmoment doet denken. Maar de entproeven hebben, dit is onwidersprekelijk, wel een sterk argument voor de ziektemogelijkheid gegeven. Zouden echter in dit opzicht uitgebreider infectieproeven niet ook een positief resultaat opleveren?

Wat, mijns inziens, tegen eene verklaring op louter phytopathologische gronden spreekt, is, dat steeds in de cultures een ongeveer constant percentage Q's optrad, zoodat de infectie niet zichtbaar verder ging. Misschien is de oorzaak veel eer te vinden in de samenwerking van een altijd aanwezig zijn van den ziekteverwekker, waarbij een *virus* natuurlijk het eerst in aanmerking komt, met eene erfelijke resistentie-eigenschap.

J. P. BANNIER.

CHRISTIE W., 1921. Die Vererbung gelbgestreifter Blattfarbe bei Hafer. (Zeitschr. f. induct. Abst. und Vererb. lehre. XXVII p. 134—141)

W. CHRISTIE vond in een cultuur van Möistad Grenadierhaver een geelgestreepte plant, waarvan hij door zelfbestuiving 5 generaties kweekte. Daarbij werd gevonden, dat gestreepte planten splitsen in groene en gestreepte, behalve in enkele gevallen, waar slechts of groene of gestreepte ontstonden. De getallen zijn echter zoo klein, dat splitsing daarbij onzichtbaar kan zijn gebleven. De verhouding tusschen aantal groene en gestreepte nakomelingen is voor verschillende planten zeer verschillend. Chlorophylvrije zag hij nooit opkomen.

Van de uitgesplitste groene pl. is een gedeelte constant, maar voor de verschillende generaties wordt een zeer verschillend procent gevonden. In deze wisselende getallen en in het feit, dat groene planten, ontstaan uit gestreepte, voor een deel weer splitsen, meent hij een aanwijzing te zien, met een niet-mendelende eigenschap te doen te hebben.

Veel zekerheid geeft de mededeeling niet: de getallen zijn zeer klein, zoodat vroegtijdig afsterven van enkele der zwakkere gestreepte pl. (en gele?) een zeer verkeerd beeld kan leveren. Van de  $F_1$ -generatie gaven slechts 3 gestreepte pl. kiemkrachtig zaad; de  $F_2$  schijnt er op te wijzen, dat ze genotypisch verschillend zijn. Toch wordt in de  $F_3$ -generatie tusschen de nakomelingen van deze 3 pl. geen scheiding meer gemaakt. Ook is de mededeeling zeer voorloopig: CHRISTIE hoopt door gedeeltelijk reeds gemaakte kruisingen van norm.  $\times$  uitgesplitste groene en gestreepte positieve resultaten te verkrijgen.

W. M. HEIJL.

CZAJA, A. TH. 1921. Ueber Befruchtung, Bastardierung und Geschlechtertrennung bei Prothalliën homosporer Farne. (Zeitschrift für Botanik 13 Jahrg. Heft 9 p. 545—589).

De voorwaarden voor het optreden van tweeslachtige prothallia zijn bij de door CZAJA onderzochte soorten zeer verschillend. Bij sommige worden de prothallia bij goede voeding steeds tweeslachtig en kunnen geheel mannelijke prothallia slechts door slechte voeding of dicht zaaien en alleen vrouwelijke in het geheel niet verkregen worden, terwijl bij andere onder dezelfde omstandigheden alleen eenslachtige prothallia voorkomen, die slechts in zeer bepaalde gevallen tot een tijdelijke tweeslachtigheid kunnen worden gebracht. Bij de eerste zal voornamelijk autogamie, bij de laatste xenogamie optreden.

Principieel zijn beide bevruchtingswijzen mogelijk, maar de xenogamie levert zooveel moeilijkheden op, dat volgens Schr. elke soort wel in zoover zal zijn aangepast, dat zij op haar natuurlijke standplaats uitsluitend tweeslachtige proth. voortbrengt, dat dus de epiphytische *Platyserium grande* b.v. in cultuur uitgesproken-dioecisch, op boomstammen zijn groeivoorwaarden ongunstig genoeg zal vinden om tweeslachtig te worden, m. a. w. jonge plantjes te laten opkomen. Bij *Gymnogramme sulphurea* gaan de  $\varnothing$  prothallia langzamerhand tot tweeslachtigheid over terwijl andere soorten als *G. chrysophylla* en *Blechnum brasiliense* steeds voortgaan met de vorming van archegoniën tot ze bevrucht worden,

afsterven of adventiefprothallia maken. Merkwaardig is het, dat deze laatste alleen onder invloed van N-vrije voedingsoplossing aan de, reeds spoedig na de kieming van de spore als vrouwelijk te herkennen prothallia niet rechtstreeks ontstonden, maar aan het eind van lange, kleurloze celdraden, waaruit Schr. besluit, dat de ♂ tendenz in de cellen van het prothallium zoozeer onderdrukt is, dat er eerst een groot aantal cellen gevormd moet worden, waarin die onderdrukking niet heeft plaats gehad, voor er antheridiën kunnen ontstaan. De groote invloed van de uitwendige factoren op de geslachtsbepaling pleit voor de meening van HERTWIG en STRASBURGER, dat bepaalde typische kernsubstanties „geschlechtsauslösend” werken. De stoffen voor ♂ en ♀ sluiten elkaar niet uit, integendeel moeten elkaar aanvullen om de eicel tot ontwikkeling te brengen (SACHS). De, het ♀ geslacht activeerende stof schijnt ingewikkelder te zijn, althans hogere eischen aan den groei van het proth. te stellen dan de ♂. De spore van de homospore varen moet de mogelijkheid bezitten, al naar de omstandigheden, één van beide of beide te vormen.

Het gelukte Schr. de basaalcel van de antheridiën van *Pteridium aquilinum* evenals die der archegoniën van *Blechnum* vegetatief tot ontwikkeling te brengen van draadvormige prothalliën, waaraan bij de laatste spoedig beiderlei geslachtsorganen ontstonden, terwijl *Pteridium*, ondanks herhaalde proeven en optimale voorwaarden alleen ♂ adventiefproth. voortbracht, wat, volgens Schr., aan het object geweten moet worden zoodat deze proeven voor de inhaerentie en scheiding der geslachten tot geen andere gevolgtrekkingen leiden, dan waartoe CORRENS kwam bij *Funaria*.

Door ♀ prothallia van een, bij goede voeding tweehuizige soort met een aantal tweeslachtige van een andere soort gedurende een week bij elkaar op een voedingsoplossing te kweeken, gelukte het hem voor het eerst bastaarden te krijgen, die helaas alle door schimmel te gronde gingen.

Dat alle vroegere kruisingspogingen mislukt zijn, schijnt aan de veel te korte duur der proeven en aan het gebruik van 2-slachtige prothallia geweten te moeten worden.

H. UITTEN.

DAHLGREN, K. V. OSSIAN 1920. Vererbungsversuche mit einer buntblättrigen *Barbarea vulgaris*. (Hereditas II 1921. p. 88—98, 6 fig.).

Door zelfbevruchting van eene bontbladerige *Barbarea vulgaris* werden planten verkregen, die in jeugdigen toestand nog zuiver groen waren, in volwassen toestand echter spoedig weder bonte bladeren vertoonden. Deze bontheid is zeer wisselend in sterkte en in voorkomen bij verschillende individuen en bij verschillende deelen der planten. Soms schijnen de bonte plekken door de nerven begrensd te worden, een enkele maal maakte de plant den indruk van eene sektoriaalchimaere, maar steeds treedt de bonthed in mozaïkvorm op, een mozaïk, dat zoo fijn is, dat veelal eerst bij vergrooting de groene cellen tusschen het chlorophylvrije weefsel te zien zijn.

Schr. kruiste bontbladerige individuen met in het wild gevonden normaal groene, daarbij zoowel de groene als de bonte planten als moeder nemende. Deze kruisingen gaven  $F_2$ -families, waarin steeds het overgrootste aantal individuen groen was, slechts enkelen bont. De getallen verkregen uit de kruising groen  $\varnothing \times$  bont  $\sigma$ , gaven steeds ongeveer de verhouding: 15 groen: 1 bont, terwijl van de families uit de kruising: bont  $\varnothing \times$  groen  $\sigma$ , 33 eveneens deze verhouding gaven, 2 echter 28:7. Deze laatste getallen doen veeleer denken aan de bekende verhouding 3:1, welke bij vele bontbladerige planten voorkomt. Zeer duidelijk blijkt, dat hier dus hoogstwaarschijnlijk geen monohybride splitsing plaats vindt. Schr. meent, afgezien van de beide genoemde gevallen, te doen te hebben met twee volkomen gelijk werkende factoren, die ieder op zichzelf het groene type bepalen, terwijl bij afwezigheid van beiden bonthed optreedt. Deze polymerie moet dan natuurlijk de verhouding 15:1 geven.

In beide afwijkende gevallen, waar de getallen meer doen denken aan 3:1, is het misschien mogelijk, dat de bevruchting plaats heeft gehad door pollenkorrels, die in dezen zin gemuteerd waren, dat zij slechts één der beide factoren met zich voerden.

Ook gaat Schr. na, of het niet mogelijk is, dat de bonte *Barbarea* tot die vormen behoort, die, evenals CORRENS' *Capsella bursa pastoris* bepaald worden door „eine an ein Gen Gebundene Krank-

heit," dus een *albovariabilis*-vorm zou zijn. Indien dit juist was, zou ook het zeer sterk varieeren der bontheid verklaard kunnen worden.

J. P. BANNIER.

DARWIN, L., 1921, *Organic evolution. Outstanding difficulties and possible explanations.* (Cambridge Univ. Press, 1921\* 47 pp. 4 sh.).

LEONARD DARWIN begint dit boekje met er den nadruk op te leggen, dat zijn vaders doel „in de eerste plaats was aan te toonen, dat soorten niet afzonderlijk geschapen waren, en in de tweede plaats, dat natuurlijke teeltkeus de voornaamste oorzaak der veranderingen is, al wordt ze ook in hooge mate geholpen door het overerven der resultaten van gewoonten, en in geringere mate door de directe werking van de invloeden der omgeving." En in het eerste opzicht, zijn hoofddoel, had CHARLES DARWIN volkomen succes.

Ten aanzien van het andere punt geeft de zoon nu een reeks van beschouwingen, die het best samengevat kunnen worden in de stellingen die hij als opschriften der hoofdstukken gebruikt. Ik wil ze daarom hier, vertaald, weergeven: 1). Selectie van weinig voorkomende mutaties en de overerving van verkregen eigenschappen zijn op zichzelf niet voldoende om evolutie te verklaren; 2). Het toelaten van selectie van herhaalde kleine mutaties onder de verklaringen van het evolutieproces vereischt de oplossing van verscheidene onopgeloste problemen; 3). Het bestaan van een stelsel van mutaties als gevolg van onvolledige splitsing wordt verondersteld als een van de mogelijke verklaringen; 4). De nog op te lossen vraagstukken omvatten die van het ontstaan van nieuwe vormen en van de splitsing van soorten; 5). Onvruchtbaarheid tusschen soorten en feiten, die met het bestaan van zuivere stammen verband houden, moeten evenzeer verklaard worden; 6). In proefnemingen bestemd om deze hypothese te toetsen moeten de natuurlijke levensomstandigheden zooveel mogelijk worden nagebootst.

Men moet bij het lezen van dit boekje voor alles in het oog houden, dat het meer het karakter van een getuigenis, dan van een wetenschappelijke verhandeling bezit; maar dit beteekent geenszins

een geringschatting. Ik heb met groote waardeering voor zijn helderen kijk op den stand der verschillende problemen dit boekje van LEONARD DARWIN gelezen en al zou men hier en daar wel een ? willen plaatsen, over het geheel is het een bewonderenswaarde beschouwing die zich boven alle elkaar vaak weersprekende feiten verheft. Het is een typisch staaltje van wat een niet-vakman in engeren zin, met een kritischen geest, vrij van alle schijnbaar goed geconstateerde feiten en hun aangeboren eenzijdigheid, weet te besluiten uit wat anderen gevonden hebben. Het is een daad van piëteit tegenover zijn grooten vader, een daad, die reeds alleen als zoodanig een goede is.

SIRKS.

ERNST, A. Die Nachkommenschaft aus amphimictisch und apogam entstandenen Sporen von *Chara crinita*. (Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre 1921. Bd XXV p. 185—197).

ERNST had, in 2 vroegere publicaties, aangetoond dat in een vijver op de Gubacser Poesta bij Budapest drie verschillend geaarde vormen van *Chara crinita* voorkomen, nl. ♀ planten met oogonia, die alleen na bevruchting sporen vormen, ♀ planten met oogonien, die ook zonder bevruchting — zij kunnen trouwens om mechanische redenen niet bevrucht worden — sporen vormen en ♂ planten. De eerste groep van ♀ planten is haploid, de tweede diploid, de ♂ planten zijn haploid. Wij hebben dus bij *Chara crinita* haploïde planten, die elkaar bevruchten en diploïde, apogame planten.

Tengevolge van het gevondene stelde ERNST de volgende thesen op:

- 1e. Uit de zygoten der bevruchte ♀ haploïde planten ontstaan uitsluitend haploïde nakomelingen en wel, in ongeveer gelijk aantal mannelijke en vrouwelijke.
- 2e. Uit de apogaam ontstane sporen der diploïde planten van den Gubacs'chen vijver, krijgt men, evenals uit de sporen der planten van groeiplaatsen op welke uitsluitend diploïde planten voorkomen, niets dan ♀ apogaam sporenvormende planten.
- 3e. De eicellen der diploïde en autonoom sporenvormende plan-

ten van *Chara crinita* kunnen niet bevrucht worden en blijven ook in tegenwoordigheid van ♂ planten met rijpe antheridien steeds onbevrucht. Met de diploidie en de veronderstelde parthenogenese van *Chara crinita* is, evenals bij de oöapogame Angiospermen een volledig geslachtsverlies verbonden.

*Bewijzen* kon ERNST deze thesen toen, ter tijd nog niet, daar hij geen voldoende aantal sporen van haploïde en diploïde planten tot kieming kon brengen.

Dit is hem, sinds dien, gelukt en de resultaten hebben zijn voorspellingen ten volle bevestigd, alleen sluiten zij de mogelijkheid nog niet uit, dat — als de mechanische belemmering der bevruchting bij eenige diploïde *Chara crinita*-exemplaren eens mocht wegvallen — diploïde eicellen, toch nog bevrucht zouden kunnen worden en, zooals o. a. bij *Oenothera* triploïde vormen zouden kunnen leveren. Deze mogelijkheid doet echter aan de juistheid zijner voorspellingen niets af.

L.

GRAEVENITZ, LUISE VON, 1921. Kartoffelkreuzungen. (Landwirtsch. Jahrb. LV. p. 753—815).

„Al deze kruisingen geven hetzelfde beeld: een groot mengsel van vorm en kleur,” zegt Schr. Dat na het onderzoek van SALAMAN dergelijke kruisingen tusschen variëteiten van onbekende herkomst, zonder verder te gaan dan de  $F_1$  voor de analyse weinig waarde hebben, erkent ze zelf. Des te meer voor de praktijk, waar één zaaisel een ruime keuze geeft tusschen allerlei combinaties van eigenschappen. Omdat te bewijzen dienen de vijftig pagina's met beschrijvingen.

Behalve de gewone knopvarianties zijn vooral opmerkelijk de mutanten met gave, smalle bladeren.

H. UITTEN.

KAUP, J. 1922. Konstitution und Umwelt im Lehrlingsalter. (Konstitutions-Dienstplicht). (Münchener sozialhygienische Arbeiten Herausgeg. v. M. v. GRUBER u. J. KAUP. Heft 1. 1922. J. F. LEHMANN's Verlag. 145 blz. Prijs f 1.90).

Het onderzoek, dat hier gepubliceerd wordt, gaat over 5000 jongens van 14—17 jaar van de scholen voor verplicht voortgezet onderwijs te München en behandelt vooral de vraag van den invloed van het beroep op de lichamelijke ontwikkeling van jongens in de genoemde jaren. Het materiaal is verzameld in 1913; de bewerking viel in 1914, werd door den oorlog onderbroken en werd in 1919 weer opgevat.

In de inleiding wordt een overzicht gegeven van de literatuur. De opvatting ging meestal in die richting, dat men aannam, dat bij de beroepskeuze een selectie plaats vindt wat betreft lichaamskracht en lichamelijke ontwikkeling; de beroepswerkzaamheden zouden op die ontwikkeling weinig of geen invloed hebben.

In een eerste hoofdstuk wordt de gemiddelde lichaamslengte besproken van kinderen van de stad en van het land, van nu en van vroeger, van verschillende scholen enz. Gemiddelden en standaarddeviaties worden gegeven; ook normaalkrommen. Voor de berekeningen wordt gebruik gemaakt van de aanwijzingen van JOHANNSEN.

In een volgend hoofdstuk worden andere gegevens van de lichamelijke constitutie verwerkt, lichaamsgewicht, borstomtrek, hoofd-omtrek, onderdeelen van de lichaamslengte, indices.

Het meeste gewicht legt, zooals gezegd, de auteur op zijn onderzoek van de lichamelijke ontwikkeling voor de verschillende bedrijven. Hij concludeert, dat er stellig een beïnvloeding is. Zoo vindt hij, dat kooplieden groote lichaamslengte hebben; bakkers daarentegen een kleine. Voor den borstomtrek vindt schr. het omgekeerde. Voor tien vakgroepen wordt dit onderzoek verricht.

De eenzijdige beïnvloeding door het beroep wil schr. door aanvullende lichaamsbewegingen opheffen. Hij onderzoekt, hoeveel jongelieden regelmatig lichaamsoefeningen doen. Lichaamsoefeningen, vooral die, welke de ontwikkeling van den bovenarm tot gevolg hebben, hebben een gunstigen invloed op den borstomvang.

Zijn resultaten wil schr. op groote schaal dienstbaar maken aan



de lichamelijke constitutie van het Duitsche Volk. Het begrip constitutie, als mate van weerstandskracht van het organisme tegen ziekteveroorzakende invloeden, heeft een erfelijk en een niet-erfelijk moment. Een mensch is, wat hij door zijn erfelijken aanleg is en ook, door het gebruik, dat hij van zijn lichaam maakt. Uit die beide momenten resulteert de constitutie van den volwassene.

De eindconclusie van het belangrijke onderzoek van schr. is:

Lichamelijke selectie vindt bij de beroepskeuze maar weinig plaats. Het beroep van den vader 16—32 %, gunstig schijnende vakverhoudingen en vlug verdienen, zijn doorslaggevende overwegingen. Vooral jongens uit arme gezinnen, wier groei zoowel in de lengte als in de breedte achtergebleven is, gaan in een vak zonder er op te letten, of ze er lichamenlijk voor geschikt zijn. De kleinburgerlijke ambachtsstand, kiest voor zijn vaak lange kinderen, een kantoorwerkkring, ontwikkelde arbeiders, wier kinderen door goede voeding, spel en arbeid, ook in de breedte ontwikkeld zijn, laten 'hun kinderen, machinebankwerker, smid e. d. worden.

Schr. ontwikkelt ten slotte een uitgebreid programma (blz 133-145) voor de lichamelijke verzorging van jongelieden van 14—17 jaar. Hij wil, dat het rijk in het leven roept een dienstplicht voor de lichamelijke ontwikkeling voor beide geslachten, in de stad en op het platteland en met vèrgaande differentieering en individualiseering van lichaamsoefeningen en arbeid voor de verschillende vakken. Niemand wordt vrijgesteld; lichamenlijk zwakken worden in het bijzonder onder toezicht van artsen gesteld (zooals nu ook al scholen voor geestelijk achterlijken).

Deze dienstplicht omvat volksschooljeugd en de jongelieden van het voortgezet onderwijs. Voor ouderen wordt ook productieve arbeid aangewezen.

Een goed uitgewerkt en aantrekkelijk schema, dat schr. terecht stelt boven een arbeidsplichtdiensjaar.

G. P. FRETZ.

---

KENEALY. DR. ARABELLA. 1921. De Vrouwenbeweging en geslachtsuitoefening, vertaald door H. J. VAN GINKEL. (N.V. Theosophische Uitgevers-Mij. Amsterdam, 1921 258 pp. prijs f 7.25).

Wij kregen dit boek ter recensie gezonden: „aan de Redactie van Genetica, uitgave speciaal op Uw gebied.” Bij de doorbla-

dering troffen wij aan het einde van Boek I op p. 72 eene zinsnede aan die deze opvatting wellicht heeft veroorzaakt.

„Lezers die belangstellen in de leer van MENDEL en de meer wetenschappelijke aanzichten van het vraagstuk worden verwezen naar het aanhangsel aan het einde van dit boek, waarin deze punten nader beschouwd worden en waar enkele belangrijke bewijzen worden aangevoerd.”

Wij meenen onze recensie tot dit aanhangsel te kunnen beperken en doen dit met een enkel woord: Onzin.

Lotsy.

KRISTOFFERSON, K. B. 1921. Spontaneous crossing in the Gardenbean, *Phaseolus vulgaris*. (Hereditas II, 3. p. 395—400).

Schr. plantte groepjes van vijf boonen tusschen velden van een andere var. en vond tot een percentage van 13 0/0 bastaardzaden met een gemiddelde van 1,05 0/0 voor alle onderzochte var. samen.

Dat er, door elke plant afzonderlijk tusschen een cultuur van andere te zetten, een nog veel hoger cijfer bereikt zou kunnen worden, blijkt wel uit het feit, dat twee planten bijna voor de helft gekruist waren.

EMERSON en MAYER-GMELIN vonden een gemiddelde van 4 0/0 kruisbestuivingen, terwijl gelijktijdig met dit stuk in het Zeitschrift für Induktive Abstammungslehre publicaties van SCHIEMANN en LENZ verschenen, die dergelijke resultaten geven. Eén van JOHANNSENS zuivere lijnen, die de eerste in haar proeven had opgenomen bleef tot nu toe constant. Speciale proeven daarmee zijn door LENZ begonnen.

H. UITTEN.

KÜSTER, E. 1921. Botanische Betrachtungen über Alter und Tod. (Schaxels Abhandl. z. theoret. Biologie. Heft 10. Berlin. Gebr. BORNTRAEGER, 1921. 44 pp.).

Het biologische probleem van de tot den dood leidende processen, van veroudering en van verjonging, is bijna steeds in handen geweest van zoölogen; het is een van de vraagpunten, waarvoor in

de zoölogische litteratuur bijna voortdurend belangstelling gevonden wordt. Nu heeft KÜSTER het vraagstuk eens van botanischen kant beschouwd, en ieder die er belang in stelt, zal met genoegen zijn beschouwingen lezen. Hij stelt allereerst tegenover de betrekkelijk geringe leeftijden, die dieren bereiken kunnen, den ontzaglijk hoogen ouderdom, waarop sommige boomsoorten nog volle levenskracht toonen en zoekt de oorzaak daarvan in een principiëel verschil in groeiwijze, welke bij de meeste diersoorten „gesloten”, beperkt is, bij de meeste planten „open”, onbeperkt. Een „open” groeiwijze stelt het plantenorganisme in staat tot vrijwel onbegrensd voortgaan met groeien; een toestand van volwassenheid wordt niet bereikt; daartegenover vinden de meeste diersoorten met hun „gesloten” groeiwijze na een grooter of kleiner aantal jaren een belemmering, die verderen groei tegengaat; ze zijn „volwassen”. Toch komt ook bij planten het verschijnsel van ouderdom voor, al treft het hier veelmeer bepaalde organen (bladeren e. a.) die op een korten levensduur aangewezen zijn. Zulke verschijnselen van oudworden zijn zelfs lang niet zeldzaam; alleen beschouwt KÜSTER als zeer moeilijk de vraag, of dergelijke eigenschappen van een ouder wordend plantenorganisme het begin van zijn physiologischen dood zijn of deze voorbereiden en in welken zin ze beschouwd kunnen worden als teekens van een langzaam verminderende vitaliteit. KÜSTER meent dat DOFLEIN ten onrechte tracht de ouderdomsverschijnselen te scheiden van die functioneele processen, die het volwassen en nog niet verouderend organisme doen verschillen van het jonge nog groeiende. Dit schijnt hem niet gewenscht of zelfs niet mogelijk, daar het oogenblik, waarop het oudworden begint, niet vastgelegd kan worden, indien we niet — schijnbaar paradox — dit met het oogenblik van ontstaan van het betreffende orgaan identificeeren.

De oorzaak meent KÜSTER te moeten zoeken in chemische processen, die in het plantenlichaam plaats vinden. Evenals een organisme door zijn stofwisselingsproducten langzaam zijn omgeving vergiftigt, zoo vergiftigt het ook zichzelf, of tenminste die deelen van zijn eigen lichaam, die uit inwendige of uitwendige oorzaken het meeste aan dit gevaar blootgesteld zijn; die vergiftiging leidt tot verouderingsverschijnselen en tot den dood, indien de opeenshooping van zulke stofwisselingsproducten niet vroeg genoeg stop-

gezet of onschadelijk gemaakt wordt. Verder veronderstelt hij, dat verschillende deelen van een organisme kwalitatief zich verschillend gedragen ten opzichte van de hier belang hebbende stofwisselingsproducten: het eene zal meer, het andere minder produceeren en op zijn omgeving laten inwerken; een bepaald plantendeel zal geheel andere stofwisselingsproducten aan de rest van het plantenlichaam afgeven, dan het zelf ontvangt van die rest.

De consequentie van deze opvatting is, dat beperking van de stofwisseling en nog meer het tegengaan van opeenhooping van stofwisselingsproducten een verlenging van het leven mogelijk maken, zelfs als noodzakelijk gevolg moeten hebben en dat hun volledige verwijdering onsterfelijkheid moet veroorzaken. Schr. meent dat dit inderdaad het geval zal zijn, en dat er een groot aantal gegevens verzameld zouden kunnen worden, die in deze richting wijzen. Ten slotte zet hij zijn standpunt uiteen inzake het proces van somatische differentiatie; daarin komt hij tot de conclusie, dat het differentiatieproces zelf of de stofwisselingsproducten, die deze tengevolge hebben, nog niet den physiologischen dood van het plasma van die gedifferentieerde cellen behoeven met zich mee te brengen, en dat zelfs ook het plasma van gedifferentieerde cellen potentieel onsterfelijk blijft.

SIRKS.

LEITCH, I. 1921. A study of the segregation of a quantitative character in a cross between a pure line of beans and a mutant from it. (Journal of Genetics XI p. 183—204).

LEITCH maakte een kruising tusschen één van JOHANNSENS zuivere lijnen, E. van *Phaseolus vulgaris nana* en een mutant daarvan, M. Interessant is zijn methode van beoordeeling der F<sub>2</sub>. Inplaats van nml. de lengte- en breedtekrommen te vergelijken brengt hij elke plant in een coördinatenstelsel onder door de gemiddelde lengte der zaden op de x-as en de lengte- breedteverhouding op de y-as af te zetten.

Doet men dit tegelijkertijd ook met controle zaaisels van de ouderrassen, dan ziet men dikwijls met één oogopslag welke planten binnen de variabiliteitsgrenzen van E. en M. vallen en welke niet.

Al dadelijk bleek, dat van een monohybride splitsing geen sprake kan zijn, daar er planten optreden met zaden korter dan die van E. Hieruit werd een nieuw constant type X verkregen. De E's der  $F_2$  splitsen in M, E en X, in de verhouding 1 M : 3 (E + X). Ook bestaat er een zeldzame intermediaire vorm tusschen E en M die een nieuwe X kan afsplitsen.

Schr. verwerpt het denkbeeld van verliesmutatie en tracht vergeefs een verklaring te geven door o. a. „verandering van een gen” aan te nemen. Waarom b.v. een verlies van twee gekoppelde factoren ondenkbaar zou zijn, is niet duidelijk.

Daar de beide ouderrassen witte bloemen hebben, in tegenstelling met de overige, daar gekweekte, zuivere lijnen, zou een eventuele kruisbestuiving direct in het oog gevallen zijn. Intusschen is de mogelijkheid hiervan voor de proefplanten onderling gezien de jongste proeven hierover (zie referaat KRISTOFFERSON) niet uitgesloten.

H. UITTEN.





Mendel-gedenkteecken te Brünn.

## GREGOR JOHANN MENDEL TER NAGEDACHTENIS.

1822 — 22 JULI — 1922.

Het genie van MENDEL heeft de biologische wetenschap veroverd. Zijn meesterschap is erkend. Zijn betrekkelijk zoo eenvoudige en aanvankelijk zoo onaanzienlijk schijnende onderzoekingen zijn tot aanzien gekomen. Hun eenvoud heeft zich geöpenbaard als van alles overweldigende kracht. De invloedssfeer van MENDELS gevolgtrekkingen wordt steeds sterker; er is wel geen richting van biologisch onderzoek, of ze houdt rekening, vrijwillig of gedwongen, met wat MENDEL ons gegeven heeft.

De meest exacte prikkelfysioloog zal bij voorkeur zuivere stammen als zijn materiaal kiezen; de systematicus begint de betekenis van experimenteele studies, onderzoekingen naar het bestaan van kleinsoorten, te waardeeren; de morpholoog ziet meer dan vroeger de morphologische kenmerken als gevolgen van genotypische factoren.

En de toegepaste biologische wetenschappen ondervinden de gevolgen van MENDELS werken niet minder. Landbouw, tuinbouw en veeteelt gaan langs nieuwe wegen bij het veredelen van cultuurgewassen en van huisdieren, wegen hun gewezen door het simpele mendelisme. Een genotypische analyse van onze cultuurrassen wordt als in hooge mate wenschelijk erkend. De medicus houdt sterker dan vóór MENDELS erkenning rekening met erfelijke praedispositie van zijn patiënten; hij ondérzoekt de erfelijkheid van aangeboren afwijkingen thans in het licht van zijn regels.

MENDELS proefnemingen met erwten zijn de eerste aanleg geweest van een groeiend organisme, dat het eindstadium van zijn ontwikkeling nog lang niet bereikt heeft. Het ontplooit nog voortdurend nieuwe organen; iederen dag treedt het een nieuwe phase in.



De redactie van *Genetica* heeft gemeend, aan MENDELS genie dank te moeten brengen voor wat het ons heeft ontdekt. Het eeuwfeest van zijn geboortedag moge hier in zijn waarde voor onze wetenschap erkend worden door de uitgave van dit Mendelnummer, waarvoor bijdragen gevraagd zijn aan de drie wederontdekkers van zijn werk en een aantal buitenlandsche onderzoekers van verschillende landaard en uiteenlopende werksfeer. Dat HUGO DE VRIES, CARL CORRENS en ERICH TSCHERMAK hieraan tot hun leedwezen niet konden voldoen, kunnen ook wij slechts betreuren; dat echter bijna alle overige uitgenoodigden bereid waren en in het korte beschikbare tijdsbestek gelegenheid vonden om MENDELS nagedachtenis ter eer, een bijdrage af te staan, is voldoende bewijs voor de eerbiedige erkenning van zijn grootsche werk door geen grenzen belemmerd.

M. J. S.

## EINFACH-MENDELNDE MERKMALE,

von VALENTIN HAECKER, Halle a. S.

Sehr bald nach der Wiederentdeckung der MENDEL'schen Regeln ist die Meinung ausgesprochen worden, dass ihre Gültigkeit sich nur auf die Rassenmerkmale erstreckt. Der erste, der sich in dieser Hinsicht bestimmt ausgedrückt hat, ist DE VRIES gewesen, indem er schon 1903 den Satz aufstellte: Die MENDEL'schen Gesetze gelten für Varietätsmerkmale, während Artmerkmale bei Kreuzungen konstante Bastardeigenschaften liefern.<sup>1)</sup> DE VRIES hat aber gleichzeitig eine wichtige Einschränkung gemacht: es sei zu berücksichtigen, dass systematische Arten von ihren Verwandten ganz gewöhnlich nicht bloss durch Artmerkmale, sondern teilweise auch durch Varietätsmerkmale unterschieden sind. Als Beispiel wird die Abendlichtnelke (*Lychnis vespertina*) erwähnt, welche nach Ansicht von DE VRIES die weissblühende Varietät einer ausgestorbenen rotblühenden Art darstellt. Es ist nun klar, dass, wenn eine solche, in Bezug auf die Blütenfarbe retrogressive Art mit einer anderen rotblühenden Art gekreuzt wird, speziell in Bezug auf diesen Differenzpunkt die MENDEL'schen Regeln zur Geltung kommen müssen, trotzdem eine Artkreuzung vorliegt. Weiterhin hat dann namentlich BAUR bei *Antirrhinum* und HERIBERT-NILSSON bei *Salix* den Nachweis führen können, dass auch ausgesprochene Artcharaktere den Spaltungsregeln folgen und dass sie sogar z. T. durch eine auffallende geringe Anzahl von Erbfaktoren bedingt sind. Doch sind damit die Erscheinungen bei Artkreuzungen nicht restlos zu erklären, es wird viel mehr heute allseits zugegeben, dass auf dem Gebiet der Artkreuzungen neben dem MENDEL'schen Vererbungstypus auch Gesetzmässigkeiten anderer Art vorkommen,<sup>2)</sup> und der Grundge-

1) Ber. deutsch. Bot. Ges. 1903, Bd 21, S. 49, vgl. auch Die Mutations-theorie, 2. Bd. Leipzig 1903, S. 642 ff.

2) Vgl. auch BAUR, Einführung in die exp. Vererbungslehre 3. und 4. Aufl. Berlin 1919, Vorlesung XII, S. 222.

danke des oben angeführten DE VRIES'schen Satzes wird wohl mehr und mehr abgeändert, aber niemals ganz umgestossen werden.

Einer derjenigen Forscher, die sich sehr bald gegen die allgemeine Gültigkeit der von DE VRIES aufgestellten Antithese ausgesprochen haben, ist BATESON<sup>1)</sup> gewesen. Er macht aber dabei die wichtige Bemerkung, dass er mit DE VRIES in der Empfindung übereinstimme, dass genetische Forschung zuletzt doch annäherungsweise eine gültige Unterscheidung zwischen Species und Varietät herbeiführen werde.

Auf welche Art kann dies wohl geschehen? Der hauptsächliche Weg, der dahin zu führen im Stande ist, besteht, wie mir scheint, in einer immer engeren Verbindung der experimentellen Forschung mit der phäno-genetischen Methode, die sich mit der Analyse der divergierenden Entwicklung mehrerer Rassen einer Art oder mehrerer nahverwandter Arten und mit der Ursache dieser Divergenz befasst.<sup>2)</sup> Wie man auf diesem Wege weiter kommt, soll im folgenden gezeigt werden und zwar wird hierbei ein anderer Ausgangspunkt gewählt werden als in der „Phäno-genetik“ und später in einer kleinen, den gleichen Gegenstand behandelnden Schrift im PFLÜGER'schen Archiv<sup>2)</sup>. Denn ebenso wie die oro- und hydrographischen Verhältnisse einer Gegend, ihre Bewachsung und Besiedelung unmöglich von einer einzigen Stelle aus mit Sicherheit übersehen werden können, so wird es auch bei der Betrachtung von Zusammenhängen der hier vorliegenden Art nützlich sein, den Standpunkt und Gesichtswinkel ein paar Mal zu wechseln und auf diese Weise zu prüfen, ob den angenommenen Beziehungen wirklich eine Realität zukommt.

Wir müssen uns zunächst vor Augen halten, was man ohne Bezugnahme auf den besonderen Erbliehkeitsmodus unter *Art* und *Rasse*, bzw. unter *Art-* und *Rassenmerkmalen* zu verstehen pflegt. Jede Art ist an und für sich eine im Fluss begriffene, wenn auch allerdings im Allgemeinen nur innerhalb langer Zeiträume veränderliche Grösse, und auch unsere *Kenntnisse* von dem in Betracht kommenden Tatsachenmaterial verändern sich mit der Zeit. Schon

1) Mendel's Principles of Heredity Cambridge 1909, S. 285.

2) Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse (Phäno-genetik) Jena, 1918, und: Ueber weitere Zusammenhänge auf dem Gebiete der Mendelforschung. Pflüg. Arch. Phys. Bd. 181, 1920. (Im Folgenden als „Phä“ bzw. „1920“ citiert).

aus diesen zwei Gründen ist natürlich die Definition des Artbegriffes ausserordentlich schwankend, und man kann sagen, es gibt beinahe so viele Versuche, den Begriff zu umgrenzen als es descendenz-theoretisch arbeitende Biologen gibt. Es scheint mir, dass folgende Definition am ehesten dem entspricht was Biologen und Systematiker heutzutage unter einer Art verstehen. Man geht aus von den Klassen, Ordnungen, Familien und Gattungen als systematisch scharf abgrenzbaren Gruppen und kann dann die ART bezeichnen als *die kleinste Gruppe von Individuen und Formen, welche durch einen in sich harmonischen und an bestimmte Lebensbedingungen angepassten Komplex von Merkmalen eben noch scharf von anderen derartigen Gruppen abgegrenzt und in sich unbeschränkt fortpflanzungsfähig ist*. Unter RASSEN hat man zu verstehen *kleine innerhalb des Artbereichs gelegene Untergruppen, die durch scharf bestimmte erbliche Merkmale von anderen unterschieden, mit diesen aber im allgemeinen unbeschränkt fortpflanzungsfähig sind*.

Während der Artbegriff dem Rassenbegriff superordiniert ist, wird offenbar für die Begriffe Artmerkmal und Rassenmerkmal nicht immer ein so einfaches logisches Verhältnis angenommen. Artmerkmale sind zunächst alle Merkmale, durch welche die einzelnen Arten von einander systematisch unterschieden werden. Sie können äusserlich betrachtet von der allerverschiedensten Natur sein, z. B. sich ebenso gut auf allgemeine Grössen und Habitusverhältnisse, wie auf scheinbar gänzlich unbedeutende Zeichnungsmerkmale beziehen. Im Speziellen hat man aber doch dabei vielfach, bewusst oder unbewusst, Eigenschaften von ausgesprochen adaptativer Art im Auge, die sich eben durch dieses Attribut von anderen Merkmalen stärker abheben: Es mögen diese Merkmale als Artmerkmale sens. strict., als *spezifisch-spezialisierte* Merkmale bezeichnet werden. Im Gegensatz zu dieser doppelten Begriffsfassung werden unter Rassenmerkmalen in ganz eindeutiger Weise diejenigen erblichen Charaktere verstanden, durch welche zwei Rassen unterschieden sind.

Es ergibt sich aus diesen Unsicherheiten ohne weiteres, dass unsere Eingangs gestellte Frage nicht in der Weise formuliert werden kann. Wie vererben sich die Rassen- und wie vererben sich die Artmerkmale? Man geht vielmehr besser von der Frage aus: Welche

Eigentümlichkeiten zeigen ganz allgemein diejenigen Merkmale, welche in besonders klarer Weise die MENDELSchen Spaltungserscheinungen und vor allem auch in der  $F_2$ -Generation bestimmte einfache Zahlenverhältnisse erkennen lassen? und sucht von hier aus der von BATESON angedeuteten Problemstellung näher zu kommen.

Eine der am meisten hervortretenden Eigentümlichkeiten relativ einfach mendelnder Merkmale ist ihre weite Verbreitung oder, wie in Ermangelung eines geeigneteren Ausdrucks gesagt werden kann, ihr *ubiquitäres Vorkommen*, ihre *Ubiquität*. Wenn wir nämlich finden, dass eine Abweichung bei Kreuzung mit dem normalen Zustand in klarer und einfacher Weise dem MENDEL'schen Modus folgt, so ist es fast immer ein solches, das entweder in sehr weiten Gebieten des gesamten Tier- oder Pflanzenreiches verbreitet ist oder wenigstens innerhalb einer grösseren Hauptgruppe, einer Klasse, Ordnung oder Familie, als Variante bei den verschiedensten Arten nachgewiesen werden kann, bei dem es sich also offenbar um die Entfaltung einer „*universellen*“ (im weiteren Sinn), klassenordnungs- oder familienweise verbreiteten *virtuellen Potenz* handelt. Ist man in der Lage, bei mehreren Arten die Vererbungsweise eines derartigen Merkmals zu prüfen, so wird sich fast immer herausstellen, dass es übersichtliche Spaltungsverhältnisse zeigt. Ferner kann man wohl sagen, dass die MENDEL'sche Spaltung um so reiner hervortritt, je „höher der Grad der Ubiquität eines Merkmals ist, d. h. je weitere systematische Grenzen seiner Verbreitung gesetzt sind“<sup>1)</sup> Ein fast immer streng mendelndes Merkmal ist z. B. der reine oder totale Albinismus, dem in der Tat auch von allen retrogressiven Mutanten die universellste Verbreitung zugeschrieben werden kann.<sup>2)</sup> Eine weniger durchsichtige Vererbung zeigen die abgeschwächten Formen des Albinismus und besonders die verschiedenen Typen der Scheckung oder des partiellen Albinismus, die, soweit sie einigermaßen regelmässiger Natur sind, im grossen Ganzen eine mehr lokalisierte Verbreitung haben.

Aus dem ubiquitären Charakter lässt sich nun von vornherein eine Folgerung bezüglich der *entwicklungsgeschichtlichen Natur* der

---

1) „1920“, S. 158.

2) vgl. Phä, S. 125 ff.

einfach MENDEL'schen Merkmale ziehen. Es ist „aus der Tatsache, dass sie im Rahmen sehr verschiedener Artbilder zur Entfaltung kommen können, nicht nur der Schluss zu ziehen, dass die ihnen zu Grunde liegenden Eigenschaften oder Funktionen des Keimplasmas, bildlich gesprochen seinem spezifischen „Kern“, dem eigentlichen Artplasma, mehr oberflächlich und locker angegliedert sind, sondern auch die weitere Folgerung, dass die Entwicklung dieser Merkmale während der Ontogenese sich verhältnismässig unabhängig von dem den generellen und spezifischen Merkmalen zu Grunde liegenden Entwicklungsmechanismus abspielt, und dass sie also relativ einfach oder wenigstens in hohem Masse autonom sein muss“. 1)

Um den hier zweifellos bestehenden Zusammenhängen näher treten zu können, haben wir eben die phäno-genetische Untersuchungsmethode anzuwenden. Ihr letztes Ziel ist, die Kluft zwischen den beiden an und für sich inkommensurablen Objekten der Erbllichkeitsforschung, nämlich den expliziten, der morphologischen und physiologischen Untersuchung ohne weiteres zugänglichen Eigenschaften des werdenden und fertigen Organismus einerseits und den unsichtbaren, in den Keimzellen eingeschlossenen „Anlagen“ andererseits, soweit als möglich zu überbrücken. Sie hat zu diesem Zweck rückläufig die Entwicklungsgeschichte der einzelnen Varianten zu verfolgen bis zu demjenigen Punkte der Ontogenese, wo sich erstmals eine Divergenz der Entwicklung bemerkbar macht (scheinbarer Gabelpunkt, phänokritische Phase) und sie hat dabei vor allem auch darauf zu achten, ob die Entwicklung dieser Varianten einfach- oder komplex-verursacht ist und inwieweit sie autonom ist, d. h. auf Selbstdifferenzierung beruht oder korrelativ gebunden erscheint. Ueberall, wo bis jetzt diese Untersuchungsmethode eingesetzt worden ist, haben sich auf Schritt und Tritt neue und, wie man sagen kann, meist unerwartete Tatsachen ergeben: Vor allem aber hat es sich gezeigt, dass in der Tat, wie oben aus den Erscheinungen der Verbreitung abgeleitet worden ist, *die einfach mendelnden Merkmale im allgemeinen auch in entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht einfach-verursacht und autonom sind und dass das Auftreten von Unregelmässigkeiten im Vererbungsmodus*

1) 1920, S. 158.

*Hand in Hand geht mit komplexer Verursachung<sup>1)</sup> und korrelativer Bindung* (entwicklungsgeschichtliche Vererbungsregel).

Unsere Untersuchungen über den reinen Albinismus sind noch nicht abgeschlossen. Man wird nur so viel sagen können, dass er in entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht zu den Eigenschaften ausgesprochen *physiologisch-chemischer* Natur gehört, welche „weniger in verwickelten morphologischen Vorgängen, als im Chemismus sämtlicher oder der meisten Körperzellen (z. B. aller Abkömmlinge eines Keimblattes) und somit des Artplasmas selber begründet“<sup>2)</sup> und daher als einfach-verursacht zu bezeichnen sind.

Bezüglich des Vererbungsmodus steht dem reinen Albinismus eine beim Axolotl auftretende Form des *Albinoidismus* nahe, bei welchem im erwachsenen Zustand die Iris pigmentiert, die Oberseite des Kopfes und die Kiemen in der Regel leicht schwärzlich bestäubt und Zehenspitzen schwarz gefärbt sind, in frühesten Larvenzuständen aber eine „metameroide“ Zeichnung auftritt, die gewissermassen ein Rudiment der grob gebänderten, barschachtigen Zeichnung der normalen schwarzen Larven darstellt. Was die Erblichkeitsverhältnisse anbelangt, so treten bei Kreuzung zwischen weissen und schwarzen Tieren zunächst vollkommen klare und einfache Spaltungsverhältnisse auf. So erhielt ich bei meinen Kreuzungen in einem Falle das Verhältnis 573 schwarz : 191 hell (also zufällig genau 3 : 1), in einem anderen 672 : 218 (statt 667,5 : 222,3). Bei Rückkreuzungen stösst man indessen, namentlich im Fall einer Wiederholung der Rückkreuzung, auf Unregelmässigkeiten in der Färbung, die ich auf unreine Spaltung zurückgeführt habe. In Bezug auf die Phänogenese dieses Färbungstypus sind unsere Untersuchungen bis zu einem gewissen Grade abgeschlossen<sup>3)</sup> Es konnte gezeigt werden, dass hier doch schon etwas kompliziertere, ohne mikroskopische Untersuchungen nicht zu vermutende Korrelationen bestehen, sodass die Entwicklung keinesfalls als *gänzlich*

1) Komplex-verursachte Merkmale decken sich *nur zum Teil* mit [den bei Kreuzungen aufspaltenden „compound characters“ BATESON's (vgl. Phä., S. 272).

2) Über Regelmässigkeiten im Auftreten erbl. Normaleigensch. u. s. w. Medizin. Klinik, 1918, No. 40.

3) Zur Analyse der Rassenmerkmale der Axolotl. I. R. PERNITZSCH, Arch. mikr. Anat., Bd. 82, I, 1913; II. W. SCHNAKENBECK, Zeitschr. ind. Abst., Bd. 27, 1922; III. F. KEITEL, noch unveröffentlicht.

einfach-verursacht bezeichnet werden kann, wie ja auch die Vererbung nicht durchweg dem einfachen Schema folgt.

Die Untersuchungen führten zunächst zu dem Ergebnis, dass der Albinoidismus in erster Linie auf einer *Verringerung der Wachstumsenergie* und besonders auf einer Verlangsamung und schliesslichen Sistierung der mitotischen Vorgänge *der im Korium gelegenen Melanophoren und Xanthophoren* beruht. Aber auch die Entwicklungserscheinungen der *Epidermis* haben ihren Anteil an der zunehmenden Rassendivergenz: bei älteren Embryonen findet man in der Epidermis grosse rundliche, anfangs mit Dotter, später mit dichtem Pigment gefüllte, vielfach deutlich in Reihen angeordnete Zellen (pigmentierte Epidermiszellen), welche sich, wie die Beobachtung am lebenden Objekt mit Sicherheit zeigt, bei dunkeln Tieren grossenteils zu amöboid verzweigten, durch Mitose sich vermehrenden *epidermalen Pigmentzellen* umwandeln, bei hellen Tieren aber zum Teil frühzeitig untergehen, zum Teil aber zu epidermalen Pigmentzellen werden, die aber ihrerseits sich nur in geringem Grade vermehren und früher oder später ebenfalls zu Grunde gehen. Während bei dunkeln Tieren zwischen den Vorgängen im Korium und denjenigen in der Epidermis eine weitgehende, vielleicht durch spezifische „Zellteilungsstoffe“ vermittelte Korrelation zu bestehen scheint, ist diese Korrelation bei den heterozygoten und albinoiden Tieren gebrochen, bezw. aufgehoben. Noch verwickeltere Vorgänge spielen sich im *Auge* ab. Frühzeitig, nämlich schon bei frisch geschlüpften Tieren beginnen sich in der Chorioidea Unterschiede bemerklich zu machen, die darin gipfeln, dass etwa nach drei Monaten *bei schwarzen Tieren die Chorioidea*, namentlich die der Sklera zunächst gelegene *Lamina vasculosa beträchtlich dicker, dichtmaschiger und reicher an Pigmentzellen ist*, und dass die Pigmentzellen der Chorioidea grösser und stärker verzweigt sind, als bei den gleichaltrigen hellen Larven. Ähnlich verhält sich der *bindegewebige Teil der Iris*. Merkwürdigerweise zeigt aber bei zahlreichen hellen Tieren das *Pigment-Epithel* und vielfach auch das *Iris-Epithel eine stärkere Entwicklung als bei den dunkeln*: es macht den Eindruck, als ob bei den hellen Tieren ein vom bindegewebigen Teil ausgeübter regulierender Einfluss infolge der diesen Teil betreffenden Entwicklungshemmung nicht zur Geltung kommen kann und so ein stark variables, vielfach excessives Wachstum der benachbarten epithelialen



Teile zu Stande kommt. Doch muss betont werden, dass die Beobachtungen an der Körperhaut eher für eine Art Suprematie der *epithelialen* Teile sprechen <sup>1)</sup>. Jedenfalls kann man die Rassenunterschiede in erster Linie auf eine *Entwicklungshemmung* beziehen, die den *Pigmentchemismus* der bindegewebigen Teile von Körperhaut und Auge betrifft, zum Teil aber auch — vielleicht sekundär — auf den Pigmentchemismus der epithelialen Teile übergegriffen und hier kleinere Störungen hervorgerufen hat. Diese Unterschiede würden danach als relativ einfach-verursacht zu bezeichnen sein. Nimmt man noch die geringe Lebensfähigkeit der hellen Larven hinzu, so kann man von einem *Status* oder *Habitus albinoidicus* sprechen, der durch eine bestimmte, als virtuelle Potenz im Artplasma gegebene und bei der hellen Rasse *polyphän*, d. h. in mehreren expliciten Eigenschaften sich manifestierende *Genophasis albinoidica* bedingt ist. Bemerkenswert ist hierbei, dass die korrelativen Verhältnisse in der Haut jedenfalls bei Larven (besonders bei Heterozygoten), im Auge auch bei älteren Formen sich in sehr variabler Weise manifestieren, wie dies ja auch bei verschiedenen, aus der menschlichen Pathologie bekannten Habitusformen der Fall ist.

Von Interesse dürfte hier ein Seitenblick auf die Verhältnisse des *menschlichen Albinismus* sein, der auf der einen Seite wechselnde Erblichkeitsverhältnisse, auf der anderen auch weitgehende Verschiedenheiten bezüglich der korrelativen und entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhänge aufweist.

Was die ersteren anbelangt, so scheint eine ganze Reihe von Erbtafeln mit Deutlichkeit darauf hinzuweisen, dass der Albinismus beim Menschen in manchen Fällen ein ausgeprägt recessives Merkmal ist, das sich phänotypisch scharf von dem entsprechenden normalen Typus unterscheidet, einerlei ob es sich um eine hell- oder dunkelhäutige Rasse handelt. Auch die Zahlenverhältnisse stimmen in vielen Familien mit dieser Annahme sehr gut überein; bei Summierung einer grösseren Zahl von Geschwisterschaften ergibt sich allerdings der bekannte „Recessivenueberschuss“, der sich daraus erklärt, dass bei solchen Summierungen alle diejenigen  $DR \times DR$  = Familien übersehen werden, in denen infolge der Kleinheit der Geschwisterschaft zufällig kein recessives Kind vor-

1) Phä, S. 196; 1920, S. 166.

kommt. Besonders ins Gewicht fällt für die Beurteilung des Vererbungsmodus auch der Umstand, dass in verhältnismässig vielen, bei einer Berechnung sogar in 33 % aller beobachteten Fälle von Albinismus in der Ascendenz *Konsanguinität* nachgewiesen werden kann. Früher hatte man wohl das Vorhandensein solcher Zusammenhänge durch die Annahme zu erklären versucht, dass Konsanguinität eine degenerierende Wirkung ausübt. Jetzt führt man das gleichzeitige, scheinbar mutative Auftreten eines Defekts bei mehreren Geschwistern in solchen Familien, in welchen Verwandteneheirat stattgefunden hatte, darauf zurück, dass recessive Anlagen nur in homozygoten Individuen manifest werden, und das sehr seltene Anlagen natürlich im Gefolge von Verwandtenehen noch am ehesten Aussicht haben, in einem Keim zusammenzutreffen.<sup>1)</sup>

Es würde nun von Interesse sein, zu wissen, ob in den Fällen, die auf ein streng recessives Verhalten des Albinismus hinweisen, immer ein autonomer, für sich allein auftretender Albinismus vorliegt, wie nach dem Obigen zu erwarten wäre. Dies lässt sich aber an der Hand des bisher vorhandenen Materials wohl kaum entscheiden da genauere Angaben über Fehlen oder gleichzeitiges Vorkommen anderer Anomalien vielfach nicht gemacht sind. Es sei hier jedoch auf einen besonders interessanten von EBSTEIN und GÜNTHER beschriebenen Fall hingewiesen<sup>2)</sup>: in einer Familie, deren sämtliche Mitglieder regelmässig gebaut, frei von besonderen körperlichen oder geistigen Gebrechen sind, und in welcher keine Blutsverwandtschaften nachgewiesen werden können, befinden sich unter 13 Geschwistern 6 Albinos, von denen 5 in erwachsenem Zustand (29—41-jährig) untersucht werden konnten. Nun ist allerdings in dieser Familie das eine der vorhin hervorgehobenen Kriterien für ein recessives Verhalten eines Defektes, nämlich das Vorkommen von Konsanguinität in der Ascendenz nicht nachzuweisen, aber es ist klar, dass in seltenen Fällen auch ohne vorangegangene Blutsverwandteneheirat die Entstehung homozygot-recessiver Keime und damit die Manifestierung einer recessiven Eigenschaft möglich

1) LENZ, Münch. Med. Woch. 1919, S. 1340.

2) Zeitschr. Morph. u. Anthr., Bd. 17, 1914.

ist, sei es, dass zwei in verschiedenen Familien latent, d. h. in heterozygotem Zustand mitgeführte Anlagen oder dass *eine* derartige Anlage mit einer eben erst mutativ entstandenen Anlage durch Zufall in einem Keim zusammentrifft. Auch in solchen Fällen würde gleichzeitiges Auftreten des Defektes bei mehreren Geschwistern ein Indizium bilden, und so ist es sehr gut möglich, dass in dem EBSTEIN-GÜNTHERschen Falle der Albinismus tatsächlich als ausgeprägt recessives Merkmal in Erscheinung tritt. Nun liegen aber gerade hier sehr genaue Angaben vor. Erwähnt sei nur dass die Haare der Albinos, so weit ausdrücklich angegeben, weiss sind, während die Iris hellblau ist. Der einzige Defekt, der zweifellos im Zusammenhang mit dem Albinismus steht, ist der bei Albinos der weissen Rasse als sehr konstante Begleiterscheinung auftretende Nystagmus und zwar N. horizontalis. Auch Astigmatismus und angewachsene Ohr läppchen kommen bei allen 5, bezw. bei 3 Albinos, jedoch auch bei anderen Geschwistern vor. Hier würde also tatsächlich ein ausgeprägt recessives Verhalten und eine, abgesehen von Nystagmus, anscheinend vollkommen autonome Form des Albinismus zusammentreffen.

Solchen Fällen von autonomem Albinismus, bei denen es sich im wesentlichen um eine Anomalie des Pigmentstoffwechsels handeln dürfte, stehen nun offenbar zahlreiche andere gegenüber, in denen der Albinismus als eine korrelativ gebundene, aufallgemein degenerativer Grundlage herausgewachsene Abweichung auftritt und in welchen also von einem *Habitus albinoticus* (RAYNAUD) gesprochen werden kann. Es müsste eine dankbare Aufgabe sein, alle vorhandenen Angaben darauf zu prüfen, ob in solchen Fällen die Vererbungsverhältnisse anderer mehrer unregelmässiger Art sind.

Reine Spaltungsverhältnisse finden sich in einzelnen Fällen auch bei *tierischen Zeichnungsmerkmalen*. Es sei hier z. B. an LANG'S Versuche mit Schnecken erinnert. Kann nun in solchen Fällen der Nachweis geführt werden, dass die Entwicklung eine einfach-verursachte, autonome ist? Bezüglich der Entwicklung der Zeichnung der Schneckengehäuse scheinen bisher genauere Untersuchungen zu fehlen, doch kann man, wie hier angedeutet sei, angesichts der grossen Aehnlichkeit, welche gewisse komplizierte Zeichnungsformen des Schneckengehäuses mit den bei Wirbeltieren auftreten-

den Typen zeigen,<sup>1)</sup> aus letzteren gewisse Rückschlüsse ziehen.

Was nun die *Zeichnung der Wirbeltiere* anbelangt, so konnte zunächst für das Axolotl nachgewiesen werden, dass die Zeichnung mit der Wachstumsordnung des Integuments zusammenhängt, insofern Stellen intensiver Wachstums- und Teilungstätigkeit im allgemeinen eine stärkere Neigung zur Pigmentbildung aufweisen<sup>2)</sup>. Es kommt also für die Frage nach der Vielheit und Komplexität der entwicklungsgeschichtlichen Ursachen der Zeichnung vor allem in Betracht, ob die betreffende Wachstumsordnung des Integuments und speziell der Epidermis verhältnismässig einfach ist, etwa auf einem strengen, autonomen Rhythmus beruht oder ob komplexere Beziehungen, vielleicht ein korrelatives Zusammenwirken der Elemente der Epidermis und des Korioms oder gar ein Einfluss der darunter liegenden Organanlagen und der Entwicklung der allgemeinen Körperform anzunehmen ist.

Dass diese beim Axolotl gewonnenen Ergebnisse auch für andere Gruppen der Wirbeltiere und wohl für diese überhaupt Gültigkeit haben, geht aus Beobachtungen hervor, welche C. PH. SLUITER<sup>3)</sup> bei einem andern Schwanzlurch (*Megalobatrachus*) und bei mehreren Reptilien (*Draco*, *Lygosoma*, *Gecko*) gemacht hat. Bei den Vögeln lässt sich wenigstens bezüglich der Zeichnung der Einzelfedern schon jetzt mit Sicherheit sagen, dass auch diese mit dem Wachstumsrhythmus des Federkeimes zusammenhängen und auf dem Gebiet der Säuger haben schon die Untersuchungen über die Pigment-Rückzugszentren bei metameroid gescheckten Mäusen, sowie vor allem diejenigen von TOLDT bei Hauskatzen- und von BICKL bei Schweineembryonen deutliche Hinweise gebracht, dass auch hier wachstumsrhythmische Verhältnisse eine wichtige Rolle bei der Entstehung der Zeichnung spielen müssen. Auf entsprechende Ergebnisse von GOLDSCHMIDT<sup>4)</sup> bei Schmetterlingen sei hier nur ganz kurz hingewiesen.

Lässt sich auch hier die Gültigkeit der entwicklungsgeschicht-

1) Vgl. z. B. HANIEL'S Amphidromus-Arbeit (Zeitschr. ind. Abst., Bd. 24, 1921).

2) Phä, S. 282.

3) Versl. Kon. Ak. Wet. Amsterd., 27. III. 1920, Deel 28.

4) Vortr. u. Aufb. Entw. Mech., Bd. 24, Berlin 1920, S. 76, und Arch. Entw. Mech. Bd. 47, 1920, S. 23.

lichen Vererbungsregel nachweisen, wonach einfache Spaltung und einfache entwicklungsgeschichtliche Grundlagen Hand in Hand gehen, und umgekehrt kompliziertere Erblchkeitsverhältnisse mit komplexer Verursachung und korrelativer Bindung in Zusammenhang stehen? Es gibt eine Reihe besonderer Zeichnungsformen, die sich sehr streng vererben und bei Kreuzungen klare Zahlenverhältnisse geben, so der Akromelanismus der Himalaya-Kaninchen und in etwas geringerem Grade die Gürtelzeichnung der Lakenvelder Rinder, die neuerdings von K. KUIPER in dieser Zeitschrift behandelt worden ist. Indessen sind, entwicklungsgeschichtlich betrachtet, gerade diese speziellen Zeichnungsformen noch in einiges Dunkel gehüllt, sodass man hier noch keine deutlichen Beziehungen zwischen Vererbung und Entwicklung erkennen kann<sup>1)</sup>. In den meisten anderen Fällen ist die Vererbung der Scheck-oder Mosaikzeichnung komplizierterer Natur und kann wohl ganz im allgemeinen auf das Zusammenwirken polymerer Faktoren zurückgeführt werden, jedenfalls kann aber in entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht im grossen Ganzen gesagt werden, dass die Scheckung eine komplexere Erscheinung ist als jede Form der Einfarbigkeit.

Ein besonders interessantes Problem ist die bei vielen Wirbeltieren verbreitete *primäre Längsstreifung*.<sup>2)</sup> Soweit bisher bekannt, sind wenigstens in einigen Fällen, so bei Hühnern und Schweinen die Spaltungsvorgänge bei Zusammentreffen mit (relativer) Einfarbigkeit verhältnismässig regelmässig<sup>3)</sup>, und dies scheint auf den ersten Anblick mit der entwicklungsgeschichtlichen Natur dieser Zeichnung in Widerspruch zu stehen, insofern ihre entwicklungsgeschichtliche Grundlagen schwerlich als einfach bezeichnet werden können.<sup>4)</sup> Hängt doch — wie ebenfalls zunächst für die Axolotl gezeigt werden kann — die primäre Längsstreifung mit einer regel-

1) KUIPER hat darauf aufmerksam gemacht, dass die hohe Korrelation zwischen weissen Füßen und zu breiter Ausdehnung des Lakens von phänoenetischer Bedeutung sein dürfte.

2) Vgl.: Ueber umkehrbare Prozesse in der organ. Welt. Abh. z. theor. Biol., Heft 15, Berlin 1922, S. 25. (Im folgenden zitiert unter „1922“)

3) Bei roten Sussexs tritt schon in reinen Stämmen eine bedeutende Variabilität in der Ausbildung der Kopf- und Rückenstreifen der Küken hervor.

4) Bezüglich der primären Längsstreifung habe ich die Ergebnisse, die früher (Phä) niedergelegt sind, inzwischen in einigen Punkten ergänzen können, wie aus der folgenden Darstellung hervorgeht (vgl. auch 1922, S. 25).

mässigen Wachstumsordnung der Epidermis zusammen, die zu der primitiven, reihenförmigen Verteilung der vom Facialis und Lateralis versorgten Hautsinnesorgane insofern in Beziehung steht, als in den diesen Organreihen und Nervensträngen entsprechenden „Hauptwachstumslinien“, wie die zahlreichen Mitosen beweisen, die Teilungsenergie der Epidermiszellen eine besonders intensive ist und dementsprechend auch eine starke Neigung zur Pigmentablagerung besteht. Offenbar sind nun, entwicklungsgeschichtlich betrachtet, zwei Hauptkomponenten der Längsstreifung zu unterscheiden: einerseits eine bestimmte Wachstumsordnung der Epidermis, welche als uraltes Eigentum des Wirbeltierstammes überall vorhanden ist — auch da, wo sie nicht durch Pigmentierung manifest wird — und welche ferner im Verhältnis zu anderen Hautwachstumsrhythmen als komplex bezeichnet werden muss, andererseits die *besonderen* entwicklungsphysiologischen Bedingungen, auf Grund deren die Pigmentierung auftritt und so den sonst nicht erkennbaren Wachstumsrhythmus manifestiert. Diese Bedingungen können von Art zu Art, zuweilen, z. B. bei Hühnern, auch von Rasse zu Rasse oder gar von Individuum zu Individuum in Bezug auf den Grad der Ausdehnung und Intensität wechseln. Bemerkenswert ist in dieser Hinsicht auch, dass beim albinoiden Axolotl die Längsstreifung normalerweise vollkommen fehlt, dass sie aber bei dauernder Haltung der Larven im Dunkeln wenigstens am Kopf in schönster Weise zum Vorschein kommt.

Obwohl demnach die primäre Längsstreifung *im ganzen genommen* eine Komplex verursachte Eigenschaft ist, so kommen doch für ihr *erbliches* Verhalten nur die erwähnten, dem Wachstumsrhythmus der Haut gewissermassen *superponierten* entwicklungsphysiologischen Bedingungen in Betracht, während die Hautwachstumsordnung selbst als ein generelles, überall vorhandenes Verhältnis bei allen Rassen und Individuen im wesentlichen übereinstimmen dürfte. In diesem Sinne ist die primäre Längsstreifung als erbliche Erscheinung *einfach-verursachter* Natur, ebenso wie z. B. die blaue Farbe der menschlichen Iris an und für sich eine Komplex-verursachte Erscheinung, aber in ihrem Verhältnis zu anderen Augenfarben als einfach zu betrachten ist, insofern sie bei einer einfachen Entwicklungshemmung des Pigmentes der vorderen Irisschichten manifest wird, während die ihr gleichfalls

zugrundeliegende Irisstruktur vermutlich bei *allen* Augen in der nämlichen Weise vorhanden ist. Auch die primäre Längsstreifung verbindet also die Eigenschaften der einfachen Spaltung und einfachen Verursachung.

Ganz kurz sei hier auch der *Melanismus* der *Schmetterlinge* besprochen. F. DYCKERHOFF <sup>1)</sup> hat speziell bei den Farbenvarianten von *Agria tau* zeigen können, dass der Melanismus mit einer Abänderung im morphologischen Bau der Schuppen verbunden ist, wobei jedoch bemerkenswerter Weise die beiden benutzten von STANDFUSS und HUEMER bezogenen) Zuchten sich etwas verschieden verhielten: also auch hier eine mikroskopisch nachweisbare, aber individuell bzw. familienweise wechselnde Korrelation! Andere Unterschiede waren nicht nachzuweisen, auch zeigten bei einem anderen Schmetterling (*Cymatophora or*) normale und melanistische Individuen kein verschiedenes Verhalten, was die Schwärzung der Puppen-Hämolymphe bei Luftzutritt anbelangt. Jedoch ist nach Untersuchungen, welche HASEBROEK bei der gleichen Art ausführte, beim melanistischen Tier vielleicht ein häufigeres Fehlen der Tyrosinase zu buchen, während die Oxydase für das Dioxyphenylalanin, die Dopaoxydase, bei beiden Formen in gleichem Masse vorhanden zu sein scheint <sup>2)</sup>.

Naturgemäss sind auch bezüglich dieser Zusammenhänge unter allen Rassenmerkmalen die Erscheinungen der Färbung und Zeichnung bisher am meisten und erfolgreichsten bearbeitet worden. Aber auch auf dem Gebiet der quantitativ-morphologischen (Größen- und Form-) Verhältnisse, sowie der physiologischen Erscheinungen wird allmählich eine festere Grundlage für theoretische Betrachtungen gewonnen. Ich will hier zum Schluss noch einige Beispiele anführen, welche einen den vorhin besprochenen Körpereigenschaften möglichst fernstehenden Gegenstand betreffen. Wie auf anderen Gebieten der Krankheits- und Konstitutionsforschung, so tritt besonders auch in der *Pathologie des Nervensystems* dem vererbungsgeschichtlich orientierten Forscher immer wieder der Gegensatz vor Augen zwischen solchen Fällen, in denen eine Krankheit oder Anomalie von bestimmt ausgeprägtem

1) Die Arbeit wird in der Zeitschr. ind. Abst. erscheinen Vgl. auch: Weitere phänogenet. Unters., Zeitschr. ind. Abst. Bd 25, 1921. S. 179.

2) Fermentforschung (S. Hirzel, Leipzig,) Bd. 5, Heft 1, S. 34 (vgl. auch S. 9.)

Charakter kontinuierlich in aufeinanderfolgenden Generationen unter vollkommen gleichen Erscheinungen wiederkehrt, so dass man ohne weiteres an das Verhalten dominanter mendelnder Rassenmerkmale erinnert wird, und solchen, welche allerdings eine unverkennbare Heredität erkennen lassen, in denen aber der Uebertragungsmodus durchaus unregelmässig, das Bild der Anomalie oder Krankheit bei den einzelnen Trägern ein wechselndes und Koincidenz oder Alternanz mit anderen Anomalien oder Krankheiten die Regel ist.

In einigen der erstgenannten Fälle, die also, soweit die meist geringe Zahl von Stammbäumen ein Urteil zulässt, als einfachspaltend betrachtet werden können, ist mit grosser Wahrscheinlichkeit anzunehmen, dass sie, phänogenetisch betrachtet, auf circumskripten Entwicklungsstörungen des Zentralnervensystems beruhen und im Zusammenhang damit eine autonome Entwicklung zeigen. Beispiele sind die *zwangsweisen Mitbewegungen*, welche z. B. bei willkürlicher Bewegung einer Hand in symmetrischer Weise auch von der anderen ausgeführt werden. Sie zeigen vielfach eine ausgesprochen kontinuierliche Vererbung und sind nach CURSCHMANN wohl auf die mangelhafte Entwicklung eines anatomisch bis jetzt nicht lokalisierbaren subkortikalen Hemmungszentrums zurückzuführen. Ähnliches gilt für einen von RÜLF beschriebenen Fall eines epileptiformen, bei bestimmten Anlässen in konstanter Weise sich abspielenden *Rindenkrampfes* <sup>1)</sup>.

Ein Gegenstück bildet die *Recklinghausen'sche Krankheit*, die sich hauptsächlich im Auftreten multipler Nerventumoren äussert, aber mit den verschiedensten Anomalien besonders der Haut und der Genitalien verbunden sein kann. Sie hat einen hereditären, aber anscheinend unregelmässig-erblichen Charakter und ist wohl auf eine Entwicklungsanomalie aller spezifischen Elemente des Nervensystems oder vielleicht sogar aller Abkömmlinge des äusseren Keimblattes zurückzuführen. <sup>2)</sup>

Es liegt hier nahe, auf zoologischem gebiet auf die bekannten *Drehbewegungen der japanischen Tanzmaus* hinzuweisen, deren Erblichkeitsverhältnisse nicht so durchsichtig sind, wie es bei den ersten auf MENDEL'schem Boden stehenden Kreuzungsversuchen

1) Arch. Psych. 1913, Bd. 52, S. 748.

2) Vgl. MEIROWSKY, Arch. Derm. u. Syph. 127. Bd. 1919, S. 182.

Genetica IV.



erschien, und welchen dementsprechend, wie die physiologischen und hirnanatomischen Untersuchungen von T. KUIPER<sup>1)</sup> gezeigt haben, gleichfalls keine scharf umgrenzte Anomalie des Zentralnervensystems zu Grunde liegt. Vielmehr liessen sich, ausser den von früheren Autoren beobachteten Degenerationerscheinungen in der Schnecke und im unteren Teil des Labyrinths auch solche in den beiden Akustikuswurzeln, in den Akustikuskernen, in den sekundären und tertiären Bahnen und Zentren (besonders im DEITERS'schen Kern), aber auch in der mesencephalen Trigeminiwurzel, in den Markkugeln und in der Rinde des Rhinencephalons nachweisen. Auch die Korrelation mit Taubheit und anderen Funktionsanomalien weist darauf hin, dass das Tanzen keine einfach-verursachte, entwicklungsgeschichtlich autonome Anomalie darstellt.

Im engsten Zusammenhang mit der phänotypischen Natur der einfach mendelnden Merkmale steht, wie hier eingeschaltet werden soll, die weitere Tatsache, dass gerade solche Merkmale, soweit sie Defektanomalien oder Verlustmutanten darstellen, einen *reversibelen Charakter* zeigen. Es können nämlich in Rassen, welchen ein solches Defektmerkmal in konstanter Weise zukommt, unter Rückkehr zum normalen Zustand spontan-Atavismen oder degressive Mutationen auftreten, indem, wie DE VRIES annimmt, alte, latent gewordene Anlagen wieder aktiviert werden oder, wie man auch sagen kann, infolge der Pluripotenz des Artplasmas ein Zurückfallen oder Umschlagen aus dem abgeleiteten „isomeren“ in den normalen Zustand stattfindet. Hier sei an das Zurückschlagen rosablühender Erbsen auf die violettfarbige („rote“, „purpure“) Stammform (FRUWIRTH, E. VON TSCHERMAK), an ähnliche Farberückschläge bei Tauben,<sup>2)</sup> an das Wiedererscheinen der Frischlingszeichnung bei verwilderten Schweinen und an einige bei *Drosophila* gefundene Rückschläge erinnert.<sup>3)</sup>

Diese Reversibilität ist aus dem einfachen entwicklungsgeschichtlichen Charakter der betreffenden Merkmale ohne weiteres verständlich: denn, wenn überhaupt organische Prozesse phyletischer

1) Die funkt. und hirnanat. Befunde b. d. Japan. Tanzmaus. Rotterdam 1913.

2) LITTLE, Am. Nat. Vol. 54, 1920.

3) TH. H. MORGAN, Die stoffl. Grundlage d. Vererbung. übers. von H. NACHTSHEIM Berlin 1921, S. 214, (im folgenden zit.: „Morgan-N.“).

Natur reversibel sind, so werden es in erster Linie solche sein, denen nur ein einzelner Entwicklungsmechanismus zu Grunde liegt, und deren Erbinheiten, wie auch ihr ubiquitäres Vorkommen zeigt, bildlich gesprochen dem Artplasma mehr oberflächlich angegliedert sind <sup>1)</sup>.

Allerdings kommen degressive Mutationen auch bei Merkmalen vor, die kein vollkommen einfaches mendelndes Verhalten zeigen. So kann bei grannenlosen Kulturhafersorten auf mutativem Wege volle Ährenbegrennung vom Wildhafertypus auftreten, obwohl es sich bei der Grannenlosigkeit um ein Merkmal handelt, dessen Zustandekommen nach NILSSON-EHLE auf dem Zusammenwirken von nicht weniger als drei Hemmungsfaktoren beruht, dass also nicht als einfach mendelnd bezeichnet werden kann. <sup>2)</sup> Auch das Wiederauftreten rudimentär gewordener Zehen der Meerschweinchen ist hierher zu rechnen. Indessen soll ja in dem obigen Satze nur ausgesprochen werden, dass gerade relativ einfach mendelnde Merkmale retrogressiver Art infolge der geringfügigen Abänderung des Artplasmazustandes eine besondere Neigung zur Umkehrbarkeit zeigen, und es wäre natürlich sehr gut möglich, dass ausnahmsweise auch bei weitergehenden, mehrseitigen Konstitutionsänderungen die Möglichkeit zur Reversion noch besteht.

Wir haben also zunächst gesehen, dass einfach-mendelnde Charaktere durch eine ganze Reihe von Eigentümlichkeiten gekennzeichnet sind: vor allem durch ihr ubiquitäres Vorkommen und ihre entwicklungsgeschichtliche Natur. Im Zusammenhang mit letzterer geht vielfach eine gewisse Reversibilität als Ausdruck der dem Keimplasma innewohnenden Pluripotenz und Labilität.

Speziell bezüglich des zuerst genannten Punktes *deckt sich nun der Kreis der einfach-mendelnden Merkmale im weitesten Umfang mit denen der Rassencharaktere*. Man wird jedenfalls sagen dürfen, dass alle Rassenmerkmale *ubiquitär* in dem oben angenommenen relativen Sinne sind, d. h. sie können im Rahmen sehr verschie-

1) 1922, S. 26.

2) Dass übrigens auch die Farbenmerkmale nicht absolut, sondern nur relativ-einfach sind, zeigen auf botanischem Gebiet unter anderem die neuesten Untersuchungen von TINE TAMMES über *Linum usitatissimum* (Journ. of Genetics, Vol. 13, 1922).

dener Artbilder als *analoge* oder *parallele Variationen* (DARWIN)<sup>1)</sup> zur Entfaltung kommen und zwar jeweils bei zahlreichen oder sämtlichen Arten einer grösseren Gruppe (Gattung, Familie, Ordnung usw.). Nur einige wenige Beispiele sollen hier diesem Satz, der wohl allgemein anerkannt sein dürfte, beigegeben werden. Auf botanischem Gebiet ist zu erwähnen, dass den Koniferen, welche nach ZEDERBAUR in besonders einleuchtender Weise die parallelen Variationen als eine allgemein verbreitete Erscheinung erkennen lassen, allem Anschein nach auch die Gramineen und Leguminosen an die Seite zu stellen sind. Es sei nur an das Vorkommen grannenloser Rassen bei verschiedenen Getreidearten einschliesslich des Reises, und andererseits an die weissen, schwarzen und marmorierten Samenschalen bei einer ganzen Reihe von Leguminosen erinnert. Auf die parallelen Mutationen bei *Oenothera*, z. B. das Auftreten von *nanella*- und *gigas*-Mutanten bei *Oenothera biennis*, ähnlich denen von *Oenothera Lamarckiana*, hat neuerdings STOMPS<sup>2)</sup> hingewiesen.

Innerhalb des Gebietes der einzelligen Tiere treten, wie ich zeigen konnte, parallele Variationen im weitesten Umfang bei Tiefsee-Radiolarien auf.

In der Klasse der Insekten haben bisher die Farbenvarianten der Hummeln das bekannteste und einleuchtendste Beispiel für Parallelvariationen gebildet<sup>3)</sup>. Die Farbenkombination schwarz mit rotem Hinterleibsende und ebenso dieselbe Zusammenstellung in Verbindung mit gelbem Prothorax tritt z. B. bei einer ganzen Anzahl von Arten auf.

Für verschiedene andere Insektengruppen kann ähnliches gesagt werden. So hat der Schweizer Carabologe BORN in zahlreichen Schriften darauf aufmerksam gemacht, dass in der Gattung *Carabus* bezüglich einer ganzen Reihe von Eigenschaften — Farbe, Flügelskulptur, Grösse, verschmälerter („cychrisierter“) Vorderkörper — Parallelvariationen auftreten, und bei den Schmetterlingen

1) Vgl. auch DE VRIES, Biol. Ztrbl., 36. Bd. 1916, und Mutationsth. I, S. 454.

2) Ber. deutsch. Bot. Ges., 30. Bd. 1912.

3) O. VOGT, Ber. Ges. Naturf. Freunde Berlin 1909, S. 28, 1911; FRIESE und WAGNER, Zool. Jahrb. (Syst.), Bd. 29, 1909; ARMBRUSTER, Ztschr. ind. Abst., Bd. 17, 1917, S. 320 ff., besonders 325.

ist angesichts der Mimikryerscheinungen schon längst auf ähnliche Verhältnisse hingewiesen worden.

Bei den Wirbeltieren, und speziell bei den Vögeln und Säugern sind es hauptsächlich die einzelnen Abstufungen der Melaninfärbungen und die verschiedenen Formen des partiellen Albinismus, welchen wohl durchweg ein relativ ubiquitärer Charakter zuzuschreiben ist. Freilich tritt gerade bei diesen Merkmalen die wichtige Tatsache deutlich hervor, dass die verschiedenen Typen in den einzelnen Familien, Gattungen und Arten in verschiedener Häufigkeit vorkommen. So tritt der Melanismus als eintönige Schwarzfärbung bei Schwänen artmässig, bei Enten art- und rassenmässig, bei Gänsen dagegen überhaupt nicht auf, und NAUMANN gibt an, dass partieller Albinismus, ebenso wie totaler, beim Birkwild viel häufiger ist als beim Auerwild.

Sehr deutlich tritt auch bei den Säugern die verschiedene Häufigkeit (die spezifische Entfaltungsfähigkeit) der einzelnen Formen des partiellen Albinismus hervor. Von den relativ rein gezüchteten Scheckungstypen des Rindes kommt z. B. die für die schwarz- und rotbunten Niederungsrassen charakteristische *dreiteilige Scheckung* auch bei Schafbastarden vor, während bei gescheckten Pferden die „Hauptrückzugszentren“ des Pigmentes eine ganz andere Verteilung zu haben scheinen; die *Lakenvelder* oder *Gürtelzeichnung* kommt nicht bloss bei verschiedenen brachyceren Rinderrassen (Gurtenvieh des Cantons Appenzell u. a.), sondern auch bei rehbraunen Ziegen der Schweiz <sup>1)</sup> und bei mehreren Schweinerassen (Hannoversches Landschwein, Hampshire-Rasse) wenn auch nicht als fixiertes Rassenmerkmal vor, andererseits tritt sie beim Pferde nur in stark abweichender Form auf <sup>2)</sup>, während ein Verwandter des Pferdes, der malaische Tapir, eine typische Gürtelzeichnung als Artmerkmal besitzt, freilich mit anderen Abgrenzungen als bei den paarzehigen Huftieren; zwei andere, bei Rindern auftretende Typen der Scheckzeichnung, der *Pinzgauer*- und der *Hereford*-Typus <sup>3)</sup> scheinen sonst nirgends vorzukommen.

1) Bei den Walliser Schwarzhalsziegen ist nur die vordere Körperhälfte pigmentiert.

2) Phä, S. 138.

3) CASTLE, Journ. Hered., Vol. 12, 1921.

*Akropoikilismus* (Spränkelung des Kopfes und vielfach auch der Fesseln) findet sich beim Lama und bei mehreren Schafrassen und ausserdem in etwas anderer Form nicht allzu selten beim Pferde, besonders bei Braunen und Füchsen mit stark entwickelten Abzeichen. Die weite Verbreitung der *Blässe*, d. h. eines mehr oder weniger breiten, von der Schnauze zur Stirn ziehenden weissen Streifens, bei den verschiedensten Huftieren und Nagetieren, sowie beim Hunde ist allgemein bekannt. Auf eine homologe Erscheinung beim Menschen, bei dem sie namentlich in Form eines weissen Haarbüschels über der Stirn in die Augen fällt, haben neuerdings MEIROWSKY und LEVEN <sup>1)</sup> an der Hand reichlichen Materials nachdrücklich hingewiesen.

So kann man zunächst sagen, dass die einfach mendelnden Merkmale und die Rassenmerkmale in Bezug auf die Ubiquität übereinstimmen, wenn dies freilich auch nicht durchgehend gilt. Denn es gibt einfach mendelnde Merkmale, welche weder ubiquitär sind, noch als Rassenmerkmale angesehen werden können. So tritt z.B. bei der Kreuzung *Viola tricolor*  $\times$  *arvensis* als einziges „monohybrid“ spaltendes Merkmal ein dunkler Fleck an der Vorderseite des Griffels von *V. tricolor* auf <sup>2)</sup>, und bei der Kreuzung *Salix viminalis*  $\times$  *caprea* ist eine ausgesprochen alternative Vererbung bezüglich der Beschaffenheit der Narben, die doch als ein Artmerkmal sens. strict. betrachtet werden kann, zu beobachten <sup>3)</sup>. Andererseits gibt es ubiquitäre Rassenmerkmale — man denke nur an zahlreiche Zeichnungstypen —, welche sehr komplizierte Erblichkeitsverhältnisse zeigen, die z T. mit Hilfe der Polymeriehypothese eine vorläufige, entwicklungsgeschichtlich noch zu prüfende Deutung finden können, mitunter aber auch diesem Erklärungsversuch trotzen und am einfachsten durch die Annahme unreiner Spaltungsprozesse verständlich gemacht werden können.

Im Ganzen sehen wir also, dass auch die Rassenmerkmale, ähnlich den einfach mendelnden Merkmalen, ubiquitär in dem oben angenommenen weiteren Sinne sind, und so scheinen sich tatsächlich die beiden Gebiete im wesentlichen zu decken. Nun wurde aber früher

1) Tierzeichnung, Menschenscheckung usw. Berlin (Springer) 1921.

2) KRISTOFFERSON, Botaniska notiser 1914.

3) HERIBERT-NILSSON, Lunds Univ. Årsskr., N. F., Avd. 2, Bd. 14, S. 67.

gezeigt, dass der relativ ubiquitäre Charakter einer Eigenschaft in enger Beziehung steht zum entwicklungsgeschichtlichen Verhalten. Man wird sogar wahrscheinlich sagen dürfen, dass *je höher der Grad der Ubiquität eines Merkmals ist*, d.h. je weitere systematische Grenzen seiner Verbreitung gesteckt sind, *umso einfacher und autonomer seine Entwicklung ist* <sup>1)</sup>. In der Tat scheinen wirklich einfache Spaltungsvorgänge mit vollkommen klaren Zahlenverhältnissen in den Folgegenerationen nur da vorzukommen, wo auch einfache Entwicklungsprozesse angenommen werden können, und Unregelmässigkeiten im Vererbungsmodus sind alsbald zu finden, wo man, wie dies z. B. beim Albinoidismus der Axolotl der Fall ist, bei der entwicklungsgeschichtlichen Analyse auf korrelative Verhältnisse bzw. auf deren Lockerung oder Aufhebung stösst.

Das, was hier bezüglich der relativ-einfach mendelnden Merkmale gesagt worden ist, nämlich die nn Allgemeinen einfache Verursachung, gilt auch für einen grossen Teil der Rassenmerkmale. Jedoch sind sie entwicklungsgeschichtlich betrachtet noch viel verschiedenartiger als die relativ-einfach mendelnden Merkmale und als Rassenmerkmale können uns auch solche Eigenschaften entgegentreten, denen, wie z.B. den verschiedenen Formen des partiellen Albinismus, sicher recht komplizierte Entwicklungsvorgänge zu Grunde liegen. Im Uebrigen haben wir gerade hier einen bestimmten Fingerzeig, der auf das Verhältnis zwischen einfach spaltenden Merkmalen und Rassenmerkmalen und speziell auf den Umfang des Gebietes, innerhalb dessen sich beide Kreise decken, hinweist, und wir können sagen: Einfach Mendelnde Merkmale sind im wesentlichen solche Rassenmerkmale, welche relativ-einfach verursacht sind (*erster Satz der entwicklungsgeschichtlichen Vererbungsregel*). Jedoch fällt der Kreis der einfach mendelnden Merkmale nicht vollkommen in den der Rassenmerkmale hinein: denn wir haben ja gesehen, dass es auch Artmerkmale im engeren Sinne gibt, die, vermutlich infolge ihres einfachen entwicklungsgeschichtlichen Verhaltens, bei Artkreuzungen in einfacher (monohybrider) Weise aufspalten.

Bezüglich des *zweiten Satzes* der entwicklungsgeschichtlichen Vererbungsregel, der den Zusammenhang zwischen unregelmässiger

1) 1921 S. 158.

Vererbung und komplex-verursachter, durch Korrelationen gebundene Entwicklung behauptet, ist kaum etwas hinzuzufügen. Die verschiedenen Abweichungen vom MENDEL'schen Schema, u. a. unregelmässige Dominanz, ungewöhnliche — namentlich durch unreine Spaltung bedingte — Zahlenverhältnisse, Kreuzungsvariabilität, stärkere Wirkung der künstlichen Selektion und im Falle es sich um pathologische Anomalien handelt, fakultative Gleichzeitigkeit oder Alternanz mit anderen varianten, <sup>1)</sup> finden sich bei der überwiegenden Zahl der Art- und bei sämtlichen komplexverursachten Rassenmerkmalen.

Während die phänogenetische Untersuchungsmethode neben einer Reihe von anderen Aufgaben, die ihr gestellt sind, dazu dienen kann, die morphologische und physiologische Natur und die rassen- und artgeschichtliche Bedeutung der einfach mendelnden Merkmale aufzuhellen, kann hinsichtlich der Ursachen ihres charakteristischen vererbungsgeschichtlichen Verhaltens bezüglich *des der reinen Spaltung zu Grunde liegenden „Mechanismus“*, zur Zeit nur auf zytologischem Wege bzw. mittels der Verbindung der Ergebnisse der Kreuzungsanalyse und der Zellforschung eine bestimmte Vorstellung angebahnt werden. Wir müssen uns aber dabei klar vor Augen halten, dass ein wirklich tieferes, befriedigenderes Eindringen in diese Verhältnisse erst dann möglich sein wird, wenn die *Mikrochemie und Mikrophysiologie von Zelle und Kern* über die Anfangsstadien, in denen sie sich jetzt befindet, wesentlich hinausgeführt sein wird.

Die hauptsächlich durch WEISMANN und BOVERI begründete *Chromosomen-Hypothese der Vererbung*, zu deren Ausgestaltung MONTGOMERY, SUTTON und andere amerikanische Forscher wichtige Anstösse geliefert haben, ist innerhalb des letzten Jahrzehnts durch MORGAN und seine Schule als *Lokalisations- und Faktorenaustauschhypothese* ausgebaut worden, und es kann kaum bezweifelt werden, dass, wie auch immer später die Entscheidung fallen mag, diese

1) Die Fassung, welche ich dem zweiten Satz der Vererbungsregel in Phä., S. 280 gegeben habe, ist seither (1921, S. 153 und 3. Aufl. der Allgem. Vererbungslehre, S. 304) etwas genauer präzisiert worden.

Phase in der Entwicklung der Keimzellenforschung und Vererbungslehre zu den interessantesten und bedeutungsvollsten Perioden gehören wird. Jedenfalls ist die Lehre MORGAN's von zahlreichen Forschern mit Wärme und Begeisterung aufgenommen worden, und die Gefahr, die in der Unsicherheit mancher cytologischer und kreuzungsanalytischer Unterlagen gelegen ist, wird vielfach unterschätzt. Es muss indessen gleich hier betont werden, dass MORGAN selbst sich in Bezug auf die Sicherheit der einzelnen Hypothesen sehr vorsichtig ausdrückt und dass auch bei ausgesprochenen Freunden der Theorie die Notwendigkeit schärfster Kritik der einzelnen Ergebnisse in steigendem Masse empfunden wird. <sup>1)</sup>

Sehen wir zunächst ab vom dem uns hier besonders interessierenden Punkte, der Frage nach dem Mechanismus der Spaltungen, so liegt das grosse Verdienst MORGAN's und seiner Schüler vor allem darin, dass für *Drosophila*, also eine „wilde“ Tierform, das zum Teil wiederholte Auftreten einer sehr grossen Zahl von sprungweisen, erblichen Abänderungen festgestellt wurde, und ferner in dem Nachweis, dass zahlreiche Merkmalspaare nicht, wie es in typischen Mendelkreuzungen der Fall ist, vollkommen unabhängig von einander gespalten werden, sondern dass die Glieder eines Paares vielfach mit den Gliedern anderer Paare eng verbunden — „gekoppelt“ — erscheinen und also gruppenweise vererbt werden, dass dann aber noch in einer kleineren oder grösseren, statistisch zu erfassenden Zahl von Fällen Merkmale einer „Koppelungsgruppe“ aus dem Verband gelöst und mit Merkmalen einer anderen Gruppe kombiniert werden. Endlich ist noch für *Drosophila* gezeigt worden, dass die Vierzahl der Koppelungsgruppen übereinstimmt mit der Vierzahl der Chromosomen-Paare oder Gemini, die in den Ovo- und Spermatocyten I. Ordnung auftreten und deren Entstehung, im Einklang mit einer weit verbreiteten Anschauung auf die Nebeneinanderlagerung (Parallelkonjugation) zweier in Bezug auf die Erhqualitäten homologer Chromosomen, je eines väterlichen und eines mütterlichen, zurückgeführt wird.

1) vgl. NACHTSHEIM in seinem Bericht über den Berliner Vererbungskongress, Zeitschr. ind. Abst. Bd. 27, 1922, S. 249.



Die *Lokalisations- und Faktorenaustauschhypothese* MORGAN's nimmt nun im speziellen an, dass die zu einer und derselben Koppelungsgruppe <sup>1)</sup> gehörigen Gene *in linearer Anordnung* in einem bestimmten väterlichen und in der nämlichen Anordnung auch in dem homologen, danebenliegenden mütterlichen Chromosom eingeschlossen sind, sodass in den Ovo- oder Spermatocyten eines Bastards in jedem einzelnen Chromosomenpaar die einander homologen Gene einander gegenüberliegen. So z B. wird in einem Bastard, dessen Eltern ein graues, langflügeliges und ein schwarzes, stummelflügeliges Tier waren, das Gen für Grau dem für Schwarz und das Gen für Langflügelig dem für Stummelflügelig gegenüber zu liegen kommen. Bei der Reduktionsteilung findet eine Trennung der beiden elterlichen Chromosomen statt und demgemäss wird in unserm Fall die eine Tochterkeimzelle die Anlage für Grau und Langflügelig, die andere die für Schwarz und Stummelflügelig enthalten. Die Faktoren Grau und Langflügelig bleiben also gekoppelt und ebenso die Faktoren Schwarz und Stummelflügelig.

Nun treten aber, wie erwähnt, bei zahlreichen Kreuzungen Einzelindividuen auf, welche die normalerweise gekoppelten Merkmale getrennt und in anderer Weise kombiniert zeigen, z B. findet sich bei der hier als Beispiel genommenen Kreuzung ein bestimmter Prozentsatz von Nachkommen, welche die Kombination Grau-Stummelflügelig oder Schwarz-Langflügelig zeigen, sodass die Glieder des einen Paares ausgetauscht zu sein scheinen. Die so entstandenen, der Unabhängigkeitsregel widersprechenden Kombinationen werden jetzt *Austauschklassen* (crossovers) genannt, der Vorgang des Faktorenaustauschs selber ist von MORGAN als *crossing over* bezeichnet worden. Um nun diesen Vorgang verständlich zu machen, greift MORGAN auf die Beobachtung zurück, dass bei manchen Objekten die mit einander konjugierten Chromosomen in den danach benannten „*Strepsinemastadium*“ eine oder mehrere Ueberkreuzungen zeigen. Es wird nun in Anlehnung an JANSSENS, der einen derartigen Vorgang als *Chiasmotypie* beschrieben hat, angenommen, dass gerade an den Ueberkreuzungsstellen ein Auseinander-

1) Der Ausdruck Koppelung wird wie manche andere vererbungstheoretische Bezeichnungen sowohl auf die Merkmale selbst wie auf die ihnen zu Grunde liegenden Erbfaktoren angewandt.

derbrechen der Chromosomen und eine Umlagerung von Teilstücken (Chromomeren) verschiedener Grösse stattfinden kann, wobei ein Teil der in einem Chromosom linear aneinandergereihten Erbfaktoren mit den ihnen entsprechenden Genen des Partners ausgetauscht wird. Auf andere Weise, nämlich durch anomale Verteilung (*non-disjunction*) der Geschlechtschromosomen der Eier sind Unregelmässigkeiten in der Verteilung speziell der geschlechtsgebundenen Merkmale erklärt worden (BRIDGES).

Ein weiterer Hauptpunkt der MORGAN'schen Theorie, die Berechnung des gegenseitigen Abstandes der innerhalb eines Chromosoms gelegenen Gene mit Hilfe der prozentualischen Häufigkeit der einzelnen Austauschklassen und damit die Feststellung ihrer linearen Aufeinanderfolge, sei hier nicht näher besprochen, da für uns die Frage der regelmässigen und unregelmässigen Spaltung der Anlagen im Vordergrund steht. Auch liegt es ausserhalb des Rahmens dieser Arbeit, eine ins Einzelne gehende Kritik der kreuzungsanalytischen und cytologischen Grundlagen der MORGAN'schen Theorie vorzunehmen. Da ich selbst aber schon vor zwanzig Jahren bei der Eireifung der Copepoden auf cytologische Tatsachen gestossen bin, die als eine Auswechselung durch Mischung der grossväterlichen und grossmütterlichen Chromatinelemente (*Symmixis*) gedeutet wurden,<sup>1)</sup> so liegt es mir besonders nahe, die als Stützen der Lokalisations- und crossing over-Hypothese herangezogenen cytologischen Befunde zu prüfen.

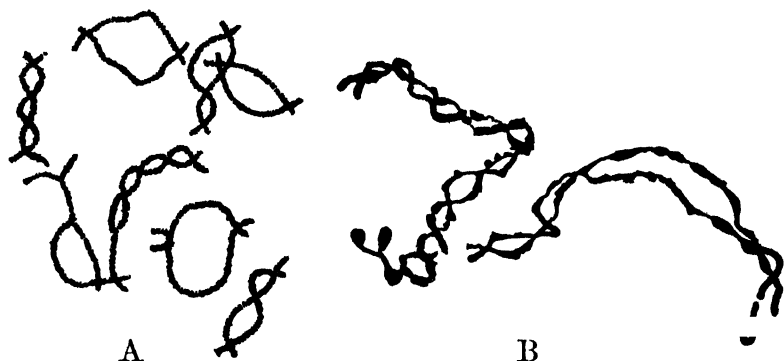
Sehen wir ab von dem immer noch nicht endgültig geklärten Problem, ob die Chromosomenpaare, die in den Ovo- und Spermatozyten 1. Ordnung auftreten, wirklich durch Paarung je eines väterlichen und eines mütterlichen Chromosoms entstehen,<sup>2)</sup> so erhebt sich vor allem die Frage, ob tatsächlich die in den Prophasen der ersten Reifungsteilung auftretenden *Ueberkreuzungsfiguren* (*Ringketten*) und *Doppelkreuze* die Bedeutung haben, die ihnen in

1) Ueber d. Schicksal d. elterl. u. grosselterl. Kernanteile. *Jenaische Zeitschr.*, 37. Bd. 1902, S. 343. Vgl. auch *Allg. Vererbungslehre*, 3. Aufl. S. 360, 370.

2) Einige Bedenken, die doch nicht ohne weiteres bei Seite gelegt werden können, habe ich in *Allg. Vererbungslehre*, 2. Aufl., S. 341 ff. und 352 ff. und 3. Aufl., S. 362 ff. und 373 ff. zusammengestellt.

der Chiasmastypie- und crossing over-Hypothese zugeschrieben wird.

Zunächst kann hier der Einwand erhoben werden, dass die betreffenden Figuren allerdings bei Pflanzen eine weit verbreitete Erscheinung sind, dagegen bei Tieren vielfach vermisst werden. 1) Indessen ist zu sagen, dass auch bei Tieren derartige Bilder keineswegs allzu selten sind: nicht bloss finden sich in der Spermatogenese der Orthopteren, z. B. bei *Stenobothrus* (nach ROBERTSON) 2), Bilder, auf welche sich die crossing over-Theorie beziehen kann, sondern es kommen auch in der Oogenese von Haien und in derjenigen der Copepoden schöne Ueberkreuzungsfiguren mit mehrfach umeinander gewickelten Einzelfäden vor.



Figur 1.

Die Fig. 1,A gibt Chromosomen aus der Eibildung eines Haies (nach RÜCKERT), verglichen mit solchen aus der Pollenbildung von *Lilium* (Fig. 1,B, nach GRÉGOIRE), wieder.

Vielfach Ueberkreuzungen der Doppelfäden habe ich schon vor dreissig Jahren bei *Cyclops strenuus* beobachtet, und zwar kommen sie bemerkenswerterweise nur in den Ovidukten mehrgebärender Weibchen vor, welche Eisäckchen mit sich führen und bei denen also die im Ovidukt befindlichen Eier des nächsten Satzes eine „Stauung“ erleiden (Arch. mikr. An., Bd. 41, 1893, Tafel 27, Figur 16). Mein Schüler MATSCHECK hat bei anderen Copepoden (*Diaptomus*, *Heterocope*) einfacher gebaute Ueberkreuzungsfiguren gefunden, welche namentlich was die sekundäre Längsspaltung der Einzelfäden betrifft, auf den ersten Anblick durchaus den für pflanzliche Objekte beschriebenen Bildern entsprechen (Arch. Zellf., 5. Bd., 1910, besonders Tafel VI, Figur 62, 63).

1) Vgl. GATES und REES, Ann. Bot., Vol. 35. 1921, S. 388.

2) Journ. Morph., vol. 27, 1916

Es würde also von dieser Seite aus nicht allzu viel gegen die Verallgemeinerung des crossing over-Gedankens einzuwenden sein, aber die Schwierigkeiten, welche einer einigermaßen sicheren Deutung der Bilder entgegenstehen, müssen doch jedem cytologisch geschulten Beurteiler zur Zeit noch unüberwindlich erscheinen. Auch WILSON, eine der ersten Autoritäten auf dem Gebiete der Keimzellenforschung und im wesentlichen Anhänger des crossing over-Gedankens, ist daher auf Grund einer eingehenden Analyse des einschlägigen Literaturmaterials zu dem Ergebnis gekommen, dass die Anschauung von JANSSENS und MORGAN<sup>1)</sup> sich weniger auf cytologische, als auf genetische Beweisgründe stützt. Man darf wohl hinzufügen, dass speziell bei den Haien und Copepoden angesichts der grossen Zahl der Ueberkreuzungen, welche die einzelnen Doppelchromosomen zeigen, die Crossovers so stark in den Vordergrund treten müssten, dass irgend eine dem MENDEL'schen Vererbungsmodus entsprechende Regelmässigkeit kaum erwartet werden könnte, vielmehr ein vollständig verschiedenartiger Vererbungsmodus auftreten müsste.<sup>2)</sup>

Abgesehen von dem allen ist der Eindruck, den speziell die Bilder bei den Copepoden zunächst erwecken, offenbar der, dass auch in der diakinetischen Phase *keine statischen Gleichgewichtszustände* herrschen, wie es dem Morphologen durch das fixierte Objekt vorgetäuscht wird, sondern dass auch hier *ein ruheloses Spiel von Torsionen und anderen Bewegungen* die Situation andauernd verändert, wobei elektrochemische Kräfte (s. u.) eher für ein Distanzhalten, als für eine öftere Verknötung der umeinandergewickelten Einzelfäden sorgen dürften. Inwieweit ausserdem das Bild einer Chiasmatype durch *künstliche Verzerrungen* hervorgerufen wird<sup>3)</sup> — ein Faktor, welcher eigentlich von allen Theoretikern ausser Acht gelassen wird — werden wir wohl kaum entscheiden können, ehe wir nicht im Stande sind, unsere Konser-

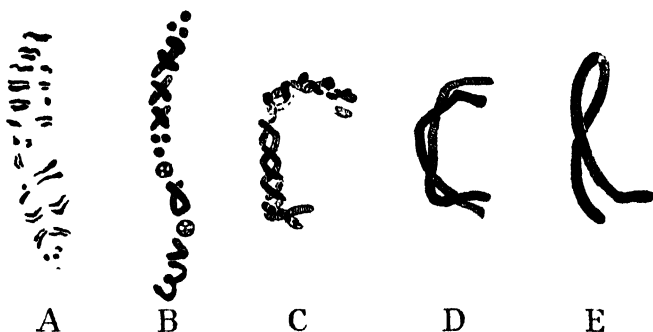
1) WILSON und MORGAN, Am. Natur. vol. 54, 1920, S. 210.

2) Man könnte hier allerdings darauf hinweisen, dass bei der Kreuzung zweier Cyclopsarten allem Anschein nach keine Spaltung erfolgt, sondern konstante Bastarde entstehen. Allg. Vererb. 3. Aufl. S. 94, Anm. 3 und S. 199.

3) Ich kann den Zweifel nicht unterdrücken, dass solche Momente z. B. bei manchen der überaus deutlichen Bilder ROBERTSON's (z. B. Tafel 18, Figur 150 b) mit im Spiele sind.

vierungsmethoden durch andere Forschungsmittel zu ersetzen.

Typische Ueberkreuzungsfiguren kommen übrigens auch an solchen Orten vor, wo sie wohl schwerlich die Bedeutung haben, die ihnen die Chiasmatype- und crossing over-Hypothese zuschreibt. Lange Doppelspiralen finden sich z. B. bei den *Radiolarien* und zwar in den vegetativen Teilungen, bei denen ein regelmässiger Faktorenaustausch doch kaum angenommen werden kann (Fig. 2,B,C). Hier lässt sich übrigens deutlich auch die Entstehung dieser Ueberkreuzungsfiguren verfolgen: die sehr zahlreichen Chromosomen, die im Uebrigen genau den Chromosomen der Metazoen und Metaphyten gleichen, entstehen nicht gleichzeitig, sondern hinter einander und zwar innerhalb wurstförmiger, vom übrigen Karyoplasma abgegliederter Sarkodeportionen. Die Mantelschicht jedes dieser



Figur 2.

„Binnenkerne“ wird von einem feinen spiralgig verlaufenden Chromatinfaden eingenommen, der *in unzweideutiger Weise längsgespalten* ist (Fig. 2,A). Durch Verkürzung und Kondensation dieser Doppelfäden entstehen die Doppelchromosomen, die aus zwei glattcylindrischen, homogen gefärbten, in Form einer regelmässigen *Doppelschraube* um einander gedrehten Einzelfäden bestehen (Fig. 2,B,C), und weiterhin treten mit zunehmender Dicke der Einzelfäden *Doppelschleifen* auf, die durchaus an die Gemini der Vielzelligen erinnern (Fig. 2,D,E)<sup>1)</sup>. Entwicklungsreihen ähnlicher Art

1) Tiefseeradiolarien, Allg. Teil, Jena (G. Fischer), S. 680; Allg. Vererb., 3. Aufl., S. 80, 82 (Figur 55), 345 (124b).

sind bekanntlich auch bei der Keimzellenbildung vielzelliger Formen gefunden worden (BONNEVIE, VEJDOVSKY<sup>1)</sup> u. a.).

Betrachtungen und Beobachtungen anderer Art haben in der Tat schon eine ganze Reihe von Forschern, auch solche, welche das Hypothesengebäude der MORGAN'schen Schule, insonderheit die Annahme linear angeordneter Erbeinheiten und austauschbarer Chromomeren, als einigermaßen begründet anerkennen, dazu geführt, *nicht die Ueberkreuzungsfiguren der Diakinese, sondern ein anderes Stadium* für den experimentell ermittelten Faktorenaustausch verantwortlich zu machen. So neigt WINGE der Ansicht zu, dass der Austausch schon in der Synapsisphase stattfindet<sup>2)</sup>. Auch WILSON<sup>3)</sup> hält es für in hohem Masse wahrscheinlich, dass der cytologische Mechanismus des crossing over in irgend einem Torsions- und Rekombinationsprozess zu suchen ist, der in einem *früheren* Reifestadium — vielleicht während der Synapsis oder später — zu suchen ist. Man müsse sogar den Verdacht haben, dass nicht mikroskopisch sichtbare und beweisbare Vorgänge, sondern irgend ein innerer Torsionsprozess (eine Rotation, wie CORRENS annahm) im dickfädigen (pachytänen) Stadium<sup>4)</sup> in Betracht komme. ARTOM<sup>5)</sup> und RENNER<sup>6)</sup> möchten auf eine noch frühere Phase, nämlich das „Kernruhestadium“ zurückgreifen.

Während jedenfalls ein Teil der genannten Forscher noch mit einer *Auswechselung von gegenüber liegenden Chromomeren* rechnet, suchen andere eine *fakultative Faktorenkoppelung* durch eine während der Reifungsperiode stattfindende *temporäre Fusion kleiner Chromosomen zu grösseren Sammelchromosomen* zu erklären. Ein mehr oder weniger häufiges Auftreten eines *crossing over* könnte dann durch die Annahme verständlich gemacht werden, dass bei jener Fusion nicht immer nur väterliche oder mütterliche Chromosomen unter einander gekoppelt werden, sondern dass dabei gelegentlich auch eine *Auswechselung der kleinen Chromosomen* stattfinden könne. So hat GATES seine cytologischen Beob-

1) Allg. Vererb., S. 346.

2) WINGE, Journ. of Gen., Vol. 8, 1919, S. 138.

3) I. c., S. 211.

4) d. h. *noch ehe* im diplotänen Stadium die in einer früheren Phase parallel konjugierten Paarlinge wieder deutlich zu unterscheiden sind.

5) ARTOM, Ricerche di morf., V. I, Roma 1920, S. 11.

6) Biol. Zentrbl., 40. Bd. 1920, S. 275.

achtungen bei *Lactuca* in dieser Weise zu verwerten versucht, CASTLE hat bei seinen Kaninchenkreuzungen an Ähnliches gedacht und unabhängig davon haben SEILER und HANIEL die wunderbar klaren cytologischen Bilder, die bei der Ei- und Samenreife der Nonne (*Liparis monacha*) auftreten, in diesem Sinne gedeutet.<sup>1)</sup>

Ausgehend von der Annahme, dass es sich bei jenen Vorgängen im wesentlichen um komplizierte chemische Prozesse handelt, habe ich selbst seit langem Bedenken getragen, die speziell einer unreinen Spaltung oder dem Faktorenaustausch zugrundeliegenden Vorgänge in die mehr oder weniger *fertigen, kondensierten* Chromosomen speziell der Diakinese zu verlegen. Allgemein nimmt man ja an, dass die Kernsubstanzen hauptsächlich im sogenannten „Ruhezustand“ stoffwechsel-physiologisch aktiv sind, und mit dieser Auffassung ist wohl auch immer der Gedanke verknüpft, dass die in den Prophasen der Kernteilung eintretende Verdichtung der Chromosomen eine geringere vegetative Tätigkeit und grössere Unabhängigkeit und Abgeschlossenheit der einzelnen Kernteile bedingt. Man wird sich also fragen dürfen, ob nicht für den postulierten Stoff- und Energieaustausch günstigere Bedingungen im „achromatischen Ruhestadium“, also vor dem Auftreten fadenförmiger Chromosomen vorliegen, sei es, dass noch ein gonomerer Kernzustand besteht, oder dass den einzelnen, bereits in frühen Stadien meta- oder parasyngetisch gepaarten Chromosomen nebeneinanderliegende, äusserlich nicht abzugrenzende Kernterritorien als relativ selbständige Stoffwechsel- oder Energiezentren entsprechen<sup>2)</sup>.

Jedenfalls geht schon aus den oben zusammengestellten Citaten mit Deutlichkeit hervor, welches zur Zeit das *Zentralproblem der Vererbungszytologie* ist. Während man früher damit zufrieden sein durfte, dass mit Hilfe der Hypothese von der qualitativen Ungleichheit der Chromosomen die Erscheinungen des Polyhybridismus, speziell die regelmässigen Zahlenverhältnisse bei dihybriden Kreuzungen, und die Vererbung der geschlechtsgebundenen Charaktere in einleuchtender und scheinbar widerspruchsfreier Weise physiologisch verständlich gemacht werden konnten, handelt es sich jetzt

1) GATES, Proc. R. Soc., B., V. 91, 1920; GATES und REES l. c., S. 392, 394; CASTLE, Science, N. S., V. 54, 1921; SEILER und HANIEL, Zeitschr. ind. Abst., Bd. 27, 1921; SEILER, Arch. Zellf., 16. Bd., 1922.

2) 1921, S. 155.

in erster Linie darum für die Erscheinungen der fakultativen Koppelung und des crossing over der Anlagen die stofflichen Grundlagen zu suchen. Wir haben gesehen, wie die verschiedensten Auswege gesucht wurden, um die Chiasmastypie-Hypothese, die einer zunehmenden Zahl von Forschern als unwahrscheinlich oder unbeweisbar erscheint, zu umgehen, dabei aber doch an der Annahme einer linearen Anordnung der Anlagen und überhaupt an den Grundthesen der Chromosomen-Theorie der Vererbung festzuhalten. Gelten doch deren Grundlagen in Hinblick auf die glänzenden, scheinbar aufs Schönste mit einander zusammenstimmenden Befunde bei den Geschlechts-chromosomen der Insekten wohl den meisten Biologen als unerschütterter.

Indessen darf nicht überschen werden, dass auch das Gefühl, es möchten die stark morphologisch orientierten Vorstellungen der genannten Theorie doch nicht auf dem geraden Wege zur Wahrheit liegen, immer wieder hervortritt. Allgemein bekannt ist die Reduplikationstheorie von BATESON und PUNNETT <sup>1)</sup>, in welcher die Anschauung, dass die Anlagenspaltung ausschliesslich an die Vorgänge der eigentlichen Gametogenesis gebunden seien, durchbrochen wurde. Ich selbst habe schon 1910 <sup>2)</sup>, sowie in der ersten Auflage meiner Vererbungslehre die grossen Schwierigkeiten, die sich für die geläufige Chromosomen- und Reduktionslehre aus dem Vorkommen vegetativer Spaltungen und aus verschiedenen cytologischen Befunden ergeben, in vielfacher Uebereinstimmung mit den mir damals noch unbekannten Anschauungen BATESON's zu überwinden versucht (Kernplasmahypothese der Vererbung). Weiterhin hat sich CASTLE <sup>3)</sup> wiederholt gegen die Annahme einer linearen Anordnung der Gene innerhalb der Chromosomen gewandt, und auch die alte Manövrierhypothese, die von FICK und DELLA VALLE vertreten wurde und wonach die Chromosomen nur „taktische Formationen“ darstellen, scheint in neuen Formen wieder aufzuleben: GOLDSCHMIDT <sup>4)</sup>

1) BATESON und PUNNETT, Jour. of Genetics, Vol. 1, 1911; vgl. auch BATESON, Mend. Princ., 1909, S. 160, 277.

2) Zeitschr. ind. Abst., 3. Bd., 1910, S. 195 ff.

3) CASTLE, Proc. Nat. Ac. Sci., V. 5, 1919 u. a. a. O. Eine Gegenkritik findet sich bei METZ, ebenda, V. 6, 1920, S. 164, und bei MORGAN-N., S. 103.

4) Die quant. Grundlage von Vererbung und Artbildung. Vortr u Aufs. Entw. Mech., Heft 24, Bd. 1920, S. 31, 160 ff.



möchte „die Chromosomen als das kolloidale Skelett auffassen, dass bei jedem Teilungsvorgang der Zelle den Gesamtschatz der Erbenzyme des Kerns adsorbiert und somit überträgt“. Auch bei RENNER, der ebenfalls in die chemischen Grundlagen der Anlagenspaltung tiefer einzudringen versucht hat, finden sich deutliche Anklänge an die Manövriehypothese <sup>1)</sup>.

Jedenfalls dürfte es heutzutage kaum mehr statthaft sein, die jetzige Form der Chromosomenhypothese der Vererbung als ein *noli me tangere*, als die einzige Möglichkeit, die Ergebnisse der Kreuzungsanalyse und der cytologischen Forschung mit einander in Einklang und die Spaltungserscheinungen unserm Verständnis näherzubringen, anzusehen, und es ist ein unwissenschaftliches Verfahren, in der Freude darüber, jetzt ein „geschlossenes Bild“ des Vererbungsmechanismus vor sich zu haben, alle Bedenken als ketzerisch bei Seite zu legen. Man darf doch nicht die Schwierigkeit übersehen, die darin liegt, dass die Erbeinheiten so verschiedenartiger Formen wie der Weinbergschnecke, der Feuerwanze (*Pyrrhocoris*), des Salamanders und der Lilie — und wahrscheinlich auch des Menschen — jedesmal auf die gleiche — Zahl von Chromosomen, nämlich auf 24 verteilt sein sollen; man darf nicht daran vorbeigehen, dass die Beobachtungen bei verschiedenen Arten von *Cyclops* einen allmählichen Abbau der Chromosomenzahl erkennen lassen, der Hand in Hand mit der morphologischen Differenzierung geht <sup>2)</sup> und dass auch bei anderen Objekten, z.B. bei Schmetterlingen <sup>3)</sup> *die von Art zu Art sich erstreckenden Veränderungen der Chromosomenzahl anscheinend mit der Artumbildung im Zusammenhang stehen*, sodass man eher an die Möglichkeit denken möchte, die speziell bei *oligochromosomal*en Formen anzunehmende Arbeitsteilung und Differenzierung der Chromosomen zu den meistens vernachlässigten *phylogenetischen Umwandlungen der generellen Eigenschaften* in Beziehung zu bringen; man darf weiter nicht vergessen, dass die so einleuchtende Lehre von den Geschlechtschromosomen sich im wesentlichen auf die Befunde WILSON's und anderer bei beschränkten Gruppen von Insekten

1) 1. c., S. 275.

2) Allg. Vererb., 3. Aufl., V. 94.

3) SEILER und HANIEL, 1. c., S. 94.

4) Allg. Vererb., S. 373, 411.

stützt, dass ihre Uebertragung auf andere Objekte, vor allem die Wirbeltiere einschliesslich des Menschen und auch die höheren Pflanzen, bis jetzt nur auf Grund eines Analogieschlusses geschehen kann, und dass ganz bestimmte, bisher nicht widerlegte Tatsachen dafür sprechen, dass die Heterochromosomen *nicht die eigentlichen Geschlechtsbestimmer, sondern nur einen Index* für die bereits durch andere Momente bewirkte Geschlechtsbestimmung darstellen <sup>1)</sup>. Speziell auch die cytologischen Verhältnisse bei *Drosophila* geben Anlass zu mancherlei Bedenken: erwähnt sei hier nur, dass nach neueren Untersuchungen von METZ bei *Drosophila willistoni*, welche sehr nahe verwandt der *D. melanogaster* ist, trotzdem sowohl die Chromosomen-, als anscheinend auch die Spaltungsverhältnisse erhebliche Abweichungen zeigen. <sup>2)</sup>

Bei einem Versuch, die wirklichen Zusammenhänge einerseits zwischen den Erscheinungen der reinen und unreinen Spaltung, der Faktorenkoppelung und des Faktorenaustausches und andererseits den cytologischen Ergebnissen zu ermitteln, wird man, wie ich glaube, folgende Momente immer mehr in den Kreis der Betrachtungen ziehen müssen.

*Erstens:* die *zunächst* am mikroskopischen Bild gewonnenen Vorstellungen — man denke z. B. an die Zug- und Stemmfasern älterer Zellteilungstheoretik — er sind begreiflicherweis morphologisch-mechanischer Art, sie können also nur eine *allererste* Vorstufe im Fortschritte unseres Wissens darstellen und müssen baldmöglichst zu dem derzeitigen Stand unserer zellphysiologischen, insbesondere kolloidchemischen Kenntnisse in Beziehung gebracht werden (auch elektrochemische Verhältnisse dürften bei der Parallellagerung der Schleifen eine Rolle spielen <sup>3)</sup>). Versuche dieser Art sind auch auf unserm ganz speziellen Gebiete wiederholt gemacht worden. Es sei vor allen an den Vergleich erinnert, den JOHANNSEN, GIGLIO-TOS u. a. zwischen den Genen und den EHRlich'schen Seitenketten gezogen haben, eine Vorstellung, die mindestens den Vorteil hat, dass sie uns die wohl zweifellos bestehende ungeheure Komplikation der Artplasma-Architektonik vor Augen hält. Jeden-

1) Allg. Vererb., S. 388.

2) Carnegie, Inst. Wash. Yearbook, No 20, 1921, S. 112.

3) Vgl. LITTLE, Am. Jour. Phys., V. 15, 1905, und RHUMBLER, in ABDERHALDEN's Handb. d. Biol. Arb. Meth., Abt. V, Teil 3, S. 371.

falls scheint es mir nicht angängig zu sein, zur Veranschaulichung der intranukleären Prozesse, die der Anlagenspaltung und den damit zusammenhängenden Erscheinungen zu Grunde liegen sollen, *einfache* chemische Umsetzungen, wie die Reaktion zwischen Alkohol und Essigsäure und die Gegenreaktion zwischen Esther und Wasser oder die Mischung und Entmischung der Na-Salze zweier höherer organischer Säuren heranzuziehen. <sup>1)</sup> Denn sowenig wir auch über die chemischen Eigenschaften des Protoplasmas und speziell des Keimplasmas wissen, so müssen wir ihm wahrscheinlich doch, einerlei ob wir Teile der Chromosomen, die sog. Chromomeren, oder die Chromosomen selbst oder, wie RENNER meint, die ganzen Keimplasmen, bzw. Gonomeren als riesige Einzelmolekel aufzufassen haben, eine über alle unsere stereochemischen Vorstellungen hinausgehende Komplikation der Konstitution zuschreiben. Auch würde es unsern derzeitigen physiologisch-chemischen Anschauungen wohl am ehesten entsprechen, wenn wir uns die Interaktion zwischen benachbarten Keimplasmateilen nicht als Umsetzungen direkter Art, ähnlich der Estherbildung, vielmehr als *indirekte, durch enzymatische Prozesse vermittelte Wirkungen* denken. Rechnet man doch, wenigstens bei höheren Organismen, in immer weiterem Masse mit derartigen Wirkungsweisen: Zellteilungs- und andere Reizstoffe enzymatischer Natur sind z. B. mit grösster Wahrscheinlichkeit bei gegenseitiger Beeinflussung wachsender, in Entwicklung befindlicher Organanlagen anzunehmen (G. HABERLANDT) und sogar bei der Uebertragung der Nervenimpulse auf die Erfolgsorgane werden neuerdings als Zwischenglieder Hormonwirkungen angenommen. <sup>2)</sup>

Ein *zweiter* Punkt, der, wie ich glaube, bei diesen Zusammenhängen in Betracht kommt, ist folgender. Das Keimplasma ist als *pluripotent* anzusehen in dem Sinne, dass es die virtuelle Möglichkeit besitzt, aus einem erblich fixierten, verhältnismässig stabilen, insbesondere auch aus dem „typischen“ *Gleichgewichtszustand*, unter besonderen Bedingungen in andere, nur in wenigen Punkten

1) Vgl. Lehmann, Zeitschrift ind. Abst., Bd. 13, 1914; Zeitschr. f. Bot., Bd. 10, 1918; sowie RENNER l. c., S. 268. Eher lässt sich zur Veranschaulichung bestimmter Verhältnisse die Autorazemisation heranziehen (s.u.).

2) Löwi, Pflüg. Arch. 189 und 193, 1921. Vgl. ABDERHALDEN, Klin. Woch., 1. Jahrg., No. 1, 1922.

verschiedene, z. T. weniger stabile Gleichgewichtszustände überzuspringen oder überzugleiten, eine Auffassung des Pluripotenzbegriffes, die in etwas abgeänderter Form neuerdings auch auf die Differenzierungsmöglichkeiten somatischer Zellen übertragen worden ist. Die den einzelnen Potenzen des Keimplasmas entsprechenden Phänotypen sind nun in erster Linie die einfach mendelnden Mutanten, die sich bekanntlich zu einem grossen Teil als „Verlustmutanten“ darstellen und, wie gerade die Untersuchungen bei *Drosophila* zeigen, in einzelnen Tiergruppen *viel häufiger* vorkommen, als man auf Grund der Beobachtung an domestizierten Formen anzunehmen pflegte. Dass auch eine Umstimmung der sekundären Zustände in *umgekehrter* Richtung stattfinden kann in Form von *Spontanavismen* oder *degressiven Mutationen*, wurde oben besprochen.

Sichere Beispiele dafür, dass auch zwischen benachbarten Gliedern einer Reihe von *multiplen Allelomorphen* derartige Um- und Rückschläge stattfinden können, scheinen bisher nicht vorzuliegen. Das Auftreten von braunen Fohlen bei Paarung von Füchsen (WINGE, Zeitschr. ind. Abst., Bd. 24, 1920; vgl. auch WALTHER, Zeitschr. ind. Abst., Bd. 6, 1912, S. 244) könnte, falls die Angaben als zuverlässig betrachtet werden dürfen, hierher gehören. Inwieweit bei *Drosophila* Ähnliches vorkommt, habe ich dem MORGAN'schen Werke nicht entnehmen können.

Noch ein *Drittes* kommt hier in Betracht. Eine ganze Reihe von Tatsachen spricht dafür, dass, wenn in den unreifen Keimzellen eines *Bastards* zwei etwas verschiedene Keimplasmen, die sich nur in einem Gen oder allgemeiner ausgedrückt, bezüglich einer „Seite“ unterscheiden, nebeneinander liegen auf energetischem oder enzymatischem Wege eine *Umstimmung* des einen stattfinden kann. Jedenfalls lassen sich Kreuzungsergebnisse, z. B. bei Schmetterlingen (*Agria tau*), Axolotln und Tauben <sup>1)</sup> und, wie ich glaube, auch die viel diskutierten Resultate CASTLE's bei gescheckten Ratten und anderen Objekten am einfachsten von der Annahme aus erklären, dass *die im Bastard der ersten Generation nebeneinanderliegenden Anlagen sich bis zu einem gewissen Grad beeinflussen — umstimmen, infizieren — können*, ehe sie bei der Bildung der reifen Fortpflanzungszellen von einander gespalten werden. Zur Veranschaulichung einer solchen Umstimmung darf man vielleicht,

1) Allg. Vererb., S. 266.

wie dies von seiten RENNERS in etwas anderem Zusammenhang geschehen ist, den Vorgang der *Autorazemisation* heranziehen, d. h. die Inaktivierung einer optisch aktiven Substanz, z. B. Dextrose, in den optischen Antipoden, in diesem Fall Lävulose. Diese Umwandlung geht so lange vor sich, bis ein bestimmter, der sogenannten Gleichgewichtskonstante entsprechender *Gleichgewichtszustand*, in diesem Falle 1:1, erreicht ist. Während nun aber bei der Avtorazemisation die Umstimmung einer Substanz aus einem Zustand in einen anderen *spontan* erfolgt, würde in dem oben gedachten Falle zweier nebeneinander liegender, nur in einem Punkt verschiedenen Keimplasmen, die Umstimmung des einen Keimplasmas von seiten seines Nachbarn *induziert* werden. Mit den bisherigen *entwicklungsgeschichtlichen* Befunden, speziell beim Axolotl, kann diese Vorstellung mindestens ebenso gut in Einklang gebracht werden<sup>1)</sup>, wie die übliche Annahme polymerer, sei es homo- oder heteropolymerer Faktoren<sup>2)</sup>. Im Uebrigen schliessen sich ja beide Möglichkeiten in keiner Weise aus, es scheint mir eher wahrscheinlich zu sein, dass in vielen Fällen beide gleichzeitig in Frage kommen.

Von diesen drei eng zusammenhängenden Vorstellungen, insbesondere von der Annahme einer *intrakeimplasmatischen Umstimmung* aus, lassen sich manche Vererbungserscheinungen zwanglos erklären, so vor allem das durch die phänogenetischen Untersuchungen deutlich hervorgehobene Verhältnis, dass ein *klares mendelndes Verhalten* wirklich auch mit *relativ einfacher Verursachung* Hand in Hand geht, dass aber schon bei *etwas komplexeren* entwicklungsgeschichtlichen Verhältnissen, wie sie z. B. beim Albinoidismus durch das Mikroskop zu Tage gefördert worden sind, sofort weniger übersichtliche Erbliehkeitsprozesse sich einstellen.

Zweifellos sind nämlich bei Kreuzung zweier Rassen, deren

---

1) Denkt man sich z.B. das „weisse“ Keimplasma durch Umstimmung gewissermassen kaleidoskopisch ein wenig in der Richtung des „schwarzen“ verschoben, so werden bei der Entwicklung des jungen weissen Organismus die einzelnen, vom befruchteten Ei ausgehenden Zellendescendenzen in etwas anderer Weise divergieren und sich epigenetisch beeinflussen, als bei der von einem *nicht-umgestimmten* Keimplasma ausgehenden Entwicklung. Daraus würde sich aber eine mehr oder weniger erhebliche Aenderung der korrelativen Verhältnisse ergeben.

2) Allg. Vererb. S. 264.

Unterschiede sich auf wirklich einfach-verursachte Merkmale beziehen, die elterlichen Kernsubstanzen nur in einem oder in einigen wenigen Punkten verschieden. Abgesehen von diesen rassentrennenden (antagonistischen) Faktoren, werden also die beiden elterlichen Kernsubstanzen die *gleiche* Beschaffenheit haben, also auch *gleich fermentative Wirkung* auf die Nachbarschaft und speziell auf einander ausüben, und es kann demnach während des Nebeneinanderliegens der beiden Keimplasmen (sei es der Gonomeren oder der elterlichen Chromosomen) keine gegenseitige Beeinflussung des Anlagenbestandes stattfinden: denn ein Keimplasma kann nicht durch ein Ferment abgeändert werden, das dem von ihm selbst produzierten gleich ist. Es folgt, dass bei der Gametenbildung des Bastards die elterlichen Eigenschaftskomplexe in reiner Form von einander gespalten werden. In je höherem Grade sich aber die elterlichen Formen in Bezug auf komplex-verursachte, korrelativ gebundene Merkmale von einander unterscheiden, umso mehr werden die beiden im Bastard vereinigten elterlichen Keimplasmen qualitativ und besonders auch in ihren fermentativen Aeusserungen verschieden sein. Sie werden also umgestaltende und umstimmende Wirkungen auf einander ausüben können, wodurch z. T. vielleicht unreine Spaltungen, jedenfalls aber kompliziertere Erblichkeitserscheinungen bedingt sind.<sup>1)</sup>

Ist von den beiden nebeneinander liegenden elterlichen Keimplasmen das eine in zwei miteinander gekoppelten Genen oder „Seiten“ mutiert, während das andere in beiderlei Hinsicht den normalen Zustand zeigt, so wird vielfach die Spaltung genau so verlaufen, wie wenn eine im strengen Sinn monohybride Kreuzung vorliegen würde. Aber es ist klar, dass in solchen Fällen die Verschiedenheiten in der Konstitution der nebeneinander liegenden Keimplasmen sich auf einen *grösseren* Bezirk der Architektonik erstrecken, dass sie jedenfalls komplizierterer Art sein müssen, als in dem zuerst angenommenen Fall einer im strengsten Sinne monohybriden Kreuzung, und es würde daher zu verstehen sein, dass in einem *bestimmten Häufigkeitsverhältnis*, welches durch die *besondere Konstitution der beiden Keimplasmen*, die *spezielle Art ihrer Interaktion* und vor allem wohl auch durch *interkur-*

1) 1921, S. 156.

*rente Faktoren* <sup>1)</sup> bedingt ist, doch eine *partielle* Umstimmung des einen Keimplasmas durch die Interaktion des andern erfolgen könnte und dass in Folge dessen nur *das eine* der beiden Gene beeinflusst wird: auf diese Weise würde die Koppelung gebrochen werden, es würden Crossovers in einem bestimmten Häufigkeitsverhältnis entstehen. Wenn man den früher mitgeteilten Beobachtungen über die Phänogenese des Albinoidismus und Melanismus die Tatsache entnimmt, dass auch bei scheinbar ganz einfach verursachten und autonomen Merkmalen verschiedenartige, z.T. *individuell oder familienweise variierende* Korrelationen mit im Spiele sind, die nur durch die genaue phänanalytische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchung ans Tageslicht gehoben werden können, so kann man sich von den verwickelten Beziehungen und Interaktionen, von der weiten Verbreitung interkurrenter Faktoren eine ungefähre Vorstellung machen, welche bei den Spaltungserscheinungen überhaupt, besonders aber bei den als crossing over beschriebenen Vorgängen eine Rolle spielen müssen.

Eine ähnliche Erklärung für die Crossovers hat kürzlich LITTLE <sup>2)</sup> gegeben. Um die bei Lachtauben- und Kanarienvogelkreuzungen beobachteten unerwarteten Kombinationen, in welchen die Koppelung eines bestimmten Farbfaktors mit dem Geschlecht aufgehoben erscheint, zu erklären, möchte LITTLE nicht auf die crossing over- oder die nondisjunction-Hypothese zurückgreifen, sondern eine Faktoren-Aenderung (factorial change), nämlich, speziell bei Lachtauben, den gelegentlichen Uebergang des Faktors w (weiss) in seine epistatische und allelomorphe Form W (farbig) annehmen. Er hält es dabei für möglich, dass w instabiler ist, d. h. in unserer Ausdrucksweise, leichter umstimmbar ist, wenn w mit W, als wenn es mit w zusammentrifft, dass also die „*intergenic*“ und *intrazelluläre Umgebung* als eine der Ursachen genetischer Aenderungen in Frage kommen mag.

1) RENNER, mit dem ich in verschiedenen Punkten zusammentreffe, spricht davon, dass speziell bei Faktorenkoppelung das Bild nur deshalb von dem einer typischen Mendelspaltung abweicht, weil die *Bedingungen* für die Reaktion, die die fraglichen Gene betrifft, *nicht in jeder Reduktionsteilung* verwirklicht sein mögen (1 c., S. 270).

1) Am. Nat., Vol. 54, 1920, S. 170.

Mit Hilfe ähnlicher Ueberlegungen liessen sich, worauf ich hier nicht näher eingehen möchte, auch die reinen Spaltungserscheinungen bei di- und polyhybriden Kreuzungen deuten, nämlich als chemische Reaktionen und Gegenreaktionen (? karyenzymatische Interaktionen), die auf die Herstellung bestimmter, gleich wahrscheinlicher und daher jeweils in einer gleich grossen Zahl von Gameten verwirklichter Gleichgewichtszustände hinauslaufen. An Ähnliches hat auch RENNER gedacht, nur dass er dabei einen *Austausch von Radikalen* im Auge hat, während doch möglicherweise enzymatische Wirkungen komplizierter Art und *partielle Umstimmungen* des pluripotenten Keimplasmas in Betracht kommen.

Aus den in den vorhergehenden Abschnitten angeführten Arbeiten dürfte deutlich hervorgehen, dass bei einer steigenden Zahl von Forschern das Bestreben besteht, die durch kreuzungsanalytische Untersuchung gewonnenen Anschauungen — reine Spaltung, Koppelung, crossing over — zu den zytologischen Bildern in Beziehung zu bringen *dabei aber die Letzteren nicht mehr gewissermassen in einen grob formalen und räumlichen Sinne zu erklären, sondern zu einer natürlicheren physiologisch-chemischen Auffassung zu gelangen.* Bei dem heutigen Stande unserer zellphysiologischen und zellchemischen Kenntnisse können diese Versuche zunächst nur vorsichtige Fühler sein, auch ist die Anschauungswelt der Biologen bereits in so hohem Masse von den sprachlichen und begrifflichen Elementen der morphologischen Chromosomenhypothese der Vererbung durchdrungen, dass es nicht Wunder nehmen kann, wenn in einigen der genannten Schriften jenes Streben wie ein hartes Ringen, zuweilen wie ein resigniertes Suchen nach einem Ausweg erscheint. Es sei hier nur auf die Schriften von RENNER und WILSON hingewiesen.

Inzwischen ist aber auch *ein dritter Weg* wohl im Stande, von anderer Seite her manche Einblicke in den Mechanismus der Vererbung zu eröffnen. *Eine* Erscheinung wird jedenfalls mit zunehmender Deutlichkeit durch die phänogenetischen Untersuchungen enthüllt: wie zwischen Rassen- und Arismerken keine scharfen Unterschiede bestehen, so gibt es auch zwischen einfach-verursachten und komplex-verursachten, zwischen autonomen, d.h. auf Selbstdifferenzierung beruhenden und korrelativ gebundenen Merkmalen, zwischen lokalisierten und Habitusänderungen und endlich zwischen einfach mendelnden und scheinbar unregelmässig übertragbaren Merkmalen alle Uebergänge. Aus Letzterem folgt aber



mit Notwendigkeit, dass auch dem Mechanismus der Vererbung bei allen Merkmalen das nämliche Prinzip zu Grunde liegen muss. Jede Theorie der Vererbung, sei es die Lehre von der qualitativen Verschiedenheit der Chromosomen in Verbindung mit der Lokalisationshypothese oder irgend eine andere, wird daher die Probe bestehen müssen, ob sie der Forderung, dass sie in letzter Linie das *Gesamtgebiet* der Erscheinungen erfassen muss, gerecht zu werden vermag, oder ob noch weiter nach einem übergeordneten Prinzip zu suchen ist, in welchem die speziellen Hypothesen, soweit ihnen ein Wahrheitskern zukommt, aufzugehen imstande sind.

## MENDELSCHES SYNTHESISVORMEN BIJ DE DIEREN

door J. L. FRATEUR (Leuven).

Wanneer men twee verschillende fokzuivere diervormen met elkaar kruist dan bekomt men zeer dikwijls afwijkende typen die niet tot de gewone dominantie kunnen herleid worden. Deze afwijkende typen kunnen in twee groepen gerangschikt worden, namelijk:

A) *Tusschenvormen*, min of meer intermediair tusschen de twee parentale vormen. Deze zijn reeds voldoende bekend door de studie der quantitatieve eigenschappen, en der zoo gezegde onvolledige dominantie. De blauwe hoenders voortkomende uit de kruising wit met zwart, en de donkere koekoekhoenders voortkomende uit de kruising lichte koekoekhaan met zwarte hen, zijn daarvan typische voorbeelden.

B) *Gansch nieuwe, coenogenetische, vormen*, die ofwel geheel van de parentale eigenschappen afwijken, ofwel eene nieuwe groepeeringsdezer eigenschappen vertoonen. Deze nieuwe vormen komen zeer dikwijls voor bij de dieren. Ze zijn veroorzaakt door de synthesis van twee verschillende genotypen, en men mag ze daarom als *synthesisvormen* beschouwen, zooals we het verder zullen doen uitschijnen. We kennen, tot nu, van deze synthesisvormen twee groepen, namelijk:

10 *Synthesisvormen die het gevolg zijn van de samenvoeging van twee verschillende genotypen, met kwalitatieve factoren van denzelfden aard.*

De factoren die, afzonderlijk, in elk der twee parentale genotypen aanwezig zijn, volledigen elkaar, en brengen aldus een nieuw synthetische genotype voort, met meestal nieuw phenotype. Dit zijn dus *complementaire synthesisvormen* die overeenstemmen met de compound characters van BATESON. Er bestaan, in de Mendel-

sche litteratuur, daarvan reeds eenige voorbeelden. De door BATESON verkregen notenkam der hoenders, door synthesis van de rozen- en erwtenkam, en de  $F^1$  gekleurde hoenders, door BATESON en PUNNETT verkregen na kruising van twee parentale hoenders die elk een grondkleurfactor aanbrengen, zijn daarvan typieke voorbeelden. Tot vollediging dezer proeven deden we eene reeks kruisingen met konijnen waarvan we hier de uitslagen geven.

A) *De wildkleur als gevolg der kruising zwart + schalieblauw.*

Een kruising van ♀ zwart + blauw agouti ♂ gaf 8  $F^1$  dieren, allen zwart agouti (wildkleur). Het blauw agouti (schalie blauw) ♂ bezit de factors voor geel A, bruin B, zwart C en de agouti groep G. De erfformuul is dus ABCG. De zwarte ♀ bezit de factoren ABC en daarboven een intensiteitsfactor D die blauw in zwart omzet, maar haar ontbreekt de agouti groep G. Daar we met homozygote dieren arbeidden, geschiedde de vorming der  $F^1$  dieren als volgt:

$$\begin{array}{rcl} & A & B & C & G & \text{(blauw agouti)} \\ + & A & B & C & D & \text{(zwart)} \\ \hline & A_2 & B_2 & C_2 & D & G & \text{zwart agouti (wildkleur)} \end{array}$$

Verdere menigvuldige kruisingen te lang om hier te melden gaven het bewijs dat deze zwart agouti  $F^1$  dieren werkelijk D G waren.

Ik wil alleen melden dat, onder andere, eene terugkruising van  $F^1$  ♀ met Havanna ♂  $A_2B_2D_2$  38 jongen gaf waarvan 18 wildkleurige en 20 zwarte.

Theoretisch moesten we zwart en wildkleur in gelijke deelen bekomen, namelijk:

$$\begin{array}{rcl} A & B & C & D & G & & A & B & D & = & A_2 & B_2 & C & D_2 & G & = & \text{wildkleurig} \\ A & B & C & D & & & A & B & D & = & A_2 & B_2 & C & D_2 & & = & \text{zwart} \\ A & B & C & G & & + & A & B & D & = & A_2 & B_2 & C & D & G & = & \text{wildkleurig} \\ A & B & C & & & & A & B & D & = & A_2 & B_2 & C & D & & = & \text{zwart} \end{array}$$

Ook het tot stand komen dezer vier verschillende genotypen is door verdere kruisingen vastgesteld.

B) *Wildkleur als gevolg der kruising van bruin agouti met zwart.*

De reciproke kruising van bruin agouti ♀ met ♂ + zwart ♀ en ♂ gaf: 8 jongen allen zwart agouti (wildkleur). De synthesis is hier

$$\begin{array}{r}
 A B D G \\
 + A B C D \\
 \hline
 A_2 B_2 C D_2 G = \text{zwart agouti}
 \end{array}$$

C) *Zwart als gevolg der kruising van parelgrijs met Thuringer.*

De reciproke kruising van parelgrijs ♀ en ♂ + Thuringen ♀ en ♂ gaf 46 F<sub>1</sub> dieren, allen zwart.<sup>1)</sup>

De parelgrijze heeft de kleurfactoren A voor geel en B voor bruin, alsook, een factor U voor de uniformiteit van kleuring. De thuringer konijnen hebben waarschijnlijk de factoren A B C en D maar er ontbreekt een uniformiteitsfactor U.

We moeten dus bekomen

$$\begin{array}{r}
 A B U \\
 + A B C D \\
 \hline
 A_2 B_2 C D U = \text{Zwart uniform.}
 \end{array}$$

D) *Zwart als gevolg van de kruising van blauw met havanna bruin.*

Een blauw ♀ + havanna bruin ♂ gaf 10 jongen, waarvan 5 zwarte en 5 havanna bruin. De blauwe ♀ was heterozygoot blauw zoodat de synthesis maar voor de helft kon plaats grijpen zooals we het verder zullen doen uitschijnen. Deze synthesis is, in België, zeer dikwijls door de fokkers bewerkt tot het bekomen van zoogezegde Alaska zwarte konijnen. Ze is overigens zeer goed te begrijpen, vermits het blauwe konijn A B C en het havanna bruin A B D als erfactoren hebben.

De synthesis geschiedt dus als volgt.

$$\begin{array}{r}
 A B D \\
 A B C \\
 \hline
 A_2 B_2 C D = \text{zwart.}
 \end{array}$$

E) *Wildkleur, en andere, als gevolg van kruising van blauw agouti + havanna bruin.*

Homozygoot blauw agouti moet, met havanna bruin, zwart agouti voortbrengen.

Eene kruising van havanna bruin ♂ + blauw agouti ♀ gaf 5 F<sub>1</sub>

1) Deze kruising is uitgevoerd in samenwerking met O. LAURENT, met het doel het Thuringer konijn te bestudeeren. Deze studie is nog niet verschenen.

dieren, verdeeld als volgt: 1 wildkleur, 1 blauw, 1 parelgrijs en 2 bruin. Er had hier dissociatie met synthesis plaats. Immers de bruine dieren hadden, zooals verdere kruisingen het uitwezen, als erfformuul  $A_2B_2D$ , de blauwagoutis  $A_2B_2C G$ . Men bekomt dus door hunne kruising de volgende verbindingen:

$$A B D \quad A B C G = A_2B_2C D G = \text{Wildkleur}$$

$$A B D \quad A B C = A_2B_2C D = \text{zwart}$$

$$A B D + A B G = A_2B_2D G = \text{bruin agouti}$$

$$A B D \quad A B = A_2B_2D = \text{bruin}$$

$$A B \quad A B C G = A_2B_2C G = \text{blauw agouti}$$

$$A B \quad A B C = A_2B_2C = \text{blauw}$$

$$A B + A B G = A_2B_2G = \text{Parelgrijs agouti}$$

$$A B \quad A B = A_2B_2 = \text{Parelgrijs}$$

Het kleine aantal afstammelingen alleen is aansprakelijk voor de afwezigheid der andere phenotypen, *die allen in gelijk aantal moeten te voorschijn treden juist alsof er eene terugkruising van een trihybrid  $C D G$  met een recessief  $c d g$  plaats had*. We komen daar verder op terug.

F) Na kruising van albinos konijnen met gekleurde bekomt men ook vaak nieuwe typen die meestal tot de groep der complementaire synthesisvormen kunnen herleid worden.

Hierna eenige uitslagen van kruisingen van zulken aard.

1°. Kruising van albinos ♂ aa met zwarte ♀  $A_2B_2C_2D_2$  gaf 10 jongen, alle wildkleurige. De synthesis was:

$$\begin{array}{r} A B C D \\ + \quad B C D G \\ \hline A B_2C_2D_2G = \text{zwart agouti.} \end{array}$$

2°. Kruising van albinos ♂ + blauw ♀  $A_2B_2C_2$  gaf 4 jongen, alle wildkleurig. De synthesis was:

$$\begin{array}{r} A B C \\ + \quad B C D G \\ \hline A B_2C_2D G = \text{zwart agouti.} \end{array}$$

3°. Kruising van albinos ♂ + blauw ♀  $A_2B_2C$  gaf 4 jongen waarvan 1 wildkleurig en 3 zwarte. Er ontstonden hier, daar het albinos

♂ heterozygoot was voor G twee verschillende synthesisvormen namelijk:

$$\begin{array}{rcl} \text{A B C} & & \text{A B C} \\ + \text{B C D G} & & + \text{B C D} \\ \hline \text{A B}_2\text{C}_2\text{D G} = \text{zwart agouti} & & \text{A B}_2\text{C}_2\text{D} = \text{zwart} \end{array}$$

40. Kruising van albinos ♂ + blauw ♀ A B<sub>2</sub>C<sub>2</sub> gaf 7 jongen waarvan 4 wildkleurig en 3 albinos. De synthesis ging dus hier gepaard met dissociatie, daar het blauw ♀ heterozygoot voor A was.

$$\begin{array}{rcl} \text{A B C} & \text{B C D G} & \text{A B}_2\text{C}_2\text{D G} = \text{wildkleur.} \\ \text{B C} + \text{B C D G} & = & \text{B}_2\text{C}_2\text{D G} = \text{albinos.} \end{array}$$

50. Kruising van albinos ♂ + blauw agouti ♀ A<sub>2</sub>B<sub>2</sub>C<sub>2</sub>G = gaf 15 jongen waarvan 11 wildkleurig en 4 blauwe agouti. Er had hier ook synthesis met dissociatie plaats, namelijk:

$$\begin{array}{rcl} \text{♂ B C D G} & \text{♀ A B C G} & \text{A B}_2\text{C}_2\text{D G}_2 = \text{wildkleurig} \\ \text{B C G} + \text{A B C G} & + & \text{A B}_2\text{C}_2\text{G}_2 = \text{blauw agouti.} \end{array}$$

60. Kruising van albinos ♂ + parelgrijze ♀ A<sub>2</sub>B<sub>2</sub> gaf 20 jongen verdeeld als volgt:

Zwart agouti . . . . .	5
Blauw agouti . . . . .	4
Bruin agouti . . . . .	10
Parelgrijze agouti . . . . .	1

Er heeft hier aan al de F<sub>1</sub> typen eene toevoeging plaats van de agouti groep G, door het albino ♂ aangebracht dat C<sub>2</sub> is. Doch dit is tevens heterozygoot voor C en D zoodat we door de terugkruising met het recessief parelgrijs A<sub>2</sub>B<sub>2</sub> de volgende splitsing gepaard met synthesis, bekomen:

$$\begin{array}{rcl} \text{A B} & \text{B C D G} & = \text{A B}_2\text{C D G} = \text{zwart agouti} \\ \text{A B} & \text{B C G} & = \text{A B}_2\text{C G} = \text{blauw agouti} \\ \text{A B} + \text{B D G} & = \text{A B}_2\text{D G} & = \text{bruin agouti} \\ \text{A B} & \text{B G} & = \text{A B}_2\text{G} = \text{parelgrijs agouti.} \end{array}$$

Men kan zich overigens nog tal van andere synthesisvormen bij konijnen verbeelden. Zoo, bijvoorbeeld, parelgrijs agouti <sup>1)</sup> A B G + blauw A B C = blauw agouti A<sub>2</sub>B<sub>2</sub>C G.

1) We hadden gelegenheid dit konijn door dissociatie voort te brengen en te vermenigvuldigen. De voorgeslagen synthesis hebben we nog niet bewerkt.

Parelgrijs agouti  $ABG + \text{zwart } ABCD = \text{zwart agouti (wildkleur)} A_2B_2CDG$ .

Parelgrijs agouti  $ABG + \text{havanna bruin } ABD = \text{bruin agouti } A_2B_2DG \text{ enz.}$

Men mag dus besluiten: wanneer men twee dieren kruist die elk een deel van de erfactoren van een bepaalde serie bezitten dan bekomt men eene nieuwe eigenschap die overeenstemt met het phenotiep voortgebracht door de som der twee parentale erfactoren. Daaruit volgt dat de aldus bekomen synthesisvormen altijd *tenminste voor twee factoren heterozygoot zijn*.

Deze gegevens laten ons ook toe de gevallen van Atavismus met meer klaarheid te overzien. Benevens de goedgekende terugkeerende recessieve atavusvormen, heeft men ook bij de dieren eene reeks eigenschappen die tot de kenmerken behooren der wildsoort waaruit de tamme rassen zijn ontstaan. Deze eigenlijke atavistische verschijnselen zijn hoogst waarschijnlijk complementaire synthesisvormen, zooals BATESON het reeds heeft doen uitschijnen.

## II°. *Synthesis door juxtapositie van eigenschappen.*

Deze vorm ontstaat door kruising van twee genotypen, waarvan elk een dominante factor bezit van verschillenden aard.

Er wordt hier ook een nieuw phenotype voortgebracht, doch deze ontstaat door samenvoeging, in een individu, van twee eigenschappen waarvan elk parentale type er reeds eene bezat.

De nieuwe  $F_1$  vorm is dus als een mozaikvorm van de twee parentale eigenschappen.

Ook van deze synthesis door juxtapositie bestaan er reeds voorbeelden in de Mendelsche litteratuur.

Ziehier een voorbeeld uit eigen proef-materiaal. We kruisten zwarte erwtenkam ♀ met witte leghorn ♂ en bekwamen 17  $F_1$  dieren allen wit, eenige met zwarte vlekjes, en met erwtenkam. Dit is nu goed te begrijpen vermits het wit van de leghorn ♂ domineert over het zwart der mechelsche ♀, en de erwtenkam van deze over den enkelen kam van den haan. De synthesis is dus de volgende:

$$\begin{array}{r} ZED \\ + ZWE \\ \hline Z_2WE_2D = \text{witte-erwtenkam.} \end{array}$$

(Z = zwart; ZW = dominant wit, over zwart; E = enkele kam, ED = erwtenkam, domineerend over enkele kam.)

Men kan aldus, theoretisch, een zeer groot aantal synthesisvormen van dien aard uit de praktijk oplossen. We bekwamen laatst uit de kruising zwart agouti ♂ konijn met angorahaar en parelgrijs kortharig ♀ konijn eene reeks F<sup>1</sup> dieren die wildkleurig-kortharig waren. Dit is nu best te begrijpen vermits zwart agouti over parelgrijs, en kortharig over angorahaar domineert. Uit eene kruising van wit kempisch ♂ + coucou hen met erwtenkam bekwamen we drie kuikens, allen wit met erwtenkam. De synthesis is hier dezelfde als de vorige, aangezien het wit van de kempische hoenders domineert over zwart.

\* \* \*

Benevens die typische gevallen van synthesis door juxtapositie van domineerende eigenschappen kan men ook eene juxtapositie van eene domineerende en een intermediaire eigenschap hebben.

Uit de kruising van blauwe andalusier ♂ met enkele kam + zwarte ♀ met erwtenkam bekwamen we 96 afstammelingen, allen met dubbele kam; van deze waren er 46 blauw en 50 zwart. Eene kruising van blauwe andalusier ♀ enkele kam + zwarte ♂ erwtenkam gaf 31 afstammelingen allen met erwtenkam, waarvan 14 zwarte en 17 blauwe. De totale uitslag was dus:

63 blauw-erwtenkam.

64 zwarte- „ „

Men kan zich aldus ook een F<sup>1</sup> generatie voorstellen van eene kruising zwarte erwtenkam + witte andalusier enkele kam. Deze F<sup>1</sup> zal blauw met dubbele kam zijn.

\* \* \*

We hebben den indruk dat in de kruising van twee huisdier-rassen menigmaal zulke synthesisvormen moeten voorkomen. En dit nu is juist van belang voor den fokker vermits de aldus bekomen nieuwe F<sup>1</sup>-vormen op mendelsche factoren berusten, en deze dikwijls in homozygoten vorm kunnen bekomen worden.

#### *De F<sup>2</sup> generatie der synthesisvormen.*

De phenotypische verdeling in de F<sup>2</sup> generatie der synthesisvormen geschiedt volgens de gewone verhoudingen 9:3:3:1;



27:9:9:9:3:3:3:1 enz.; maar de numerieke verdeling van de parentale typen eenerzijds en die der nieuwe vormen anderzijds, is gansch verschillend van deze der gewone dominante vormen. In deze immers treden de parentale typen bij een dihybrid te voorschijn in de volgende orde:

$$\begin{array}{ccccccc}
 & & \text{PD} & & + & & \text{PR} \\
 \text{F}^1 & & & & \text{PD} & & + & & \text{PD} \\
 \text{F}^2 & 9 \text{ PD} & + & 3 \text{ N} & + & 3 \text{ N}' & + & 1 \text{ PR}
 \end{array}$$

De parentale dominante bestaat dus uit gansch de  $\text{F}^1$  generatie, en uit  $\frac{9}{16}$   $\text{F}^2$  dieren; de parentale recessieve alleen uit  $\frac{1}{16}$   $\text{F}^2$  dieren, terwijl de twee nieuwe vormen elk  $\frac{3}{16}$  der  $\text{F}^2$  dieren vormen. In de synthesisvormen, zoowel in de complementaire als in die door juxtapositie, is de verdeling der phenotypen de volgende:

$$\begin{array}{ccccccc}
 & & \text{P} & & + & & \text{P}' \\
 \text{F}^1 & & & & \text{N} & & + & & \text{N} \\
 \text{F}^2 & 9 \text{ N} & + & 3 \text{ P} & + & 3 \text{ P}' & + & 1 \text{ N}'
 \end{array}$$

De onderlinge kruising van  $\text{F}^1$  synthesis zwarte, bekomen door kruising bruin + blauw, gaf:

8 zwarte  
3 bruine  
2 blauw  
1 parelgrijze

De twee parentale typen zijn dus enkel in  $\text{F}^2$  door  $\frac{3}{16}$  individuen vertegenwoordigd. Een der nieuwe vormen, de synthesisvorm, wordt door al de  $\text{F}^1$  dieren en door  $\frac{9}{16}$   $\text{F}^2$  dieren vertegenwoordigd; de andere nieuwe vorm integendeel slechts door  $\frac{1}{16}$   $\text{F}^2$  dieren. Deze laatste neemt dus de plaats in van de recessieve parentale. Hij is overigens het gevolg van de afwezigheid der factoren die de synthesisvorm bewerken. Het is dus een volledig recessieve nieuwe vorm, die homozygoot is. Uit verder onderzoek van de bovengemelde parelgrijze bleek deze ook homozygoot recessief.

Deze recessieve  $\text{F}^2$  type kan praktisch alleen dienen tot terugkruising om de erfformuul der  $\text{F}^1$  of der  $\text{F}^2$  dieren te onderzoeken, vermits hij alleen geen enkel der in 't spel zijnde erfactoren bevat. De terugkruising immers der  $\text{F}^1$  dieren met een der parentale typen

zal slechts eene monohybride phenotypische splitsing geven. Nemen we bijvoorbeeld, de zwarte  $F^1$  konijnen voortkomende van de kruising blauw + havanna bruin. De terugkruising met bruin geeft:

$$\text{zwart } A_2B_2C D + \text{bruin } A_2B_2D_2$$

Gameten	C D	D		$A_2B_2C D_2 = \text{zwart}$
	C —	D		$A_2B_2C D = \text{zwart}$
	— D	+	D	$A_2B_2D_2 = \text{bruin}$
	— —		D	$A_2B_2D = \text{bruin}$

We bekwamen na dergelijke kruising 4 zwarte en 2 bruine. Zoo ook de terugkruising met blauw geeft:

$$\text{zwart } A_2B_2C D + \text{blauw } A_2B_2C_2$$

Gameten	C D	C		$A_2B_2C_2D = \text{zwart}$
	C —	C		$A_2B_2C_2 = \text{blauw}$
	— D	+	C	$A_2B_2C D = \text{zwart}$
	— —		C	$A_2B_2C = \text{blauw}$

We bekwamen 5 blauwe en 4 zwarte.

De terugkruising van de  $F^1$  wildkleurige ♀, uit de synthesis zwart + blauw agouti met homozygoot havanna bruin gaf, zooals hooger gemeld, 18 wildkleurige en 20 zwarte. Zoo zou ook de terugkruising met zwarte P een deel wildkleur en een deel zwart hebben gegeven, en de terugkruising met P blauw agouti een deel wildkleur en een deel blauw agouti hebben gegeven.

De kruising integendeel met de volkomen recessieve  $F^2$  type, doet al gameten tot hunne volle recht komen, en doet de overeenstemmende phenotypen in gelijk aantal te voorschijn treden. Het weze hier terloops aangestipt dat deze terugkruising zeer dikwijls toelaat de erfformuul van een heterozygoot dier vast te stellen zonder daarom veel afstammelingen te moeten opfokken. Zoo bekwamen we, bijvoorbeeld in eene terugkruising van een wildkleurig ♀ konijn met parelgrijs een nest bestaande uit twee havanna bruine en twee parelgrijs agouti jongen. Dit resultaat liet ons toe te besluiten dat de wildkleurige ♀ trihybrid was immers:

Havanna bruin zegt heterozygotie voor zwarte C en agouti G.

Parelgrijs agouti zegt heterozygotie voor zwart C en intensiteit D.

Het wildkleurige ♀ was dus C D G. Verdere opzoekingen waren onnoodig voor het vast stellen van den genotiep.

\* \* \*

*Kruising van heterozygote genotypen met synthesisfactoren.*

We hebben hooger de uitslagen gemeld van eene kruising blauw agouti konijn, heterozygoot voor C en G, met een havanna bruin, heterozygoot voor D. Er moest daar eene splitsing plaats hebben in acht phenotypen, namelijk zwart agouti, zwart, blauw agouti, blauw, bruin agouti, bruin, parelgrijs agouti en parelgrijs. Het eigenaardige van die uitmending is dat al deze phenotypen in gelijk aantal te voorschijn treden, juist als bij de terugkruising van de F<sup>1</sup> trihybride wildkleur A<sub>2</sub>B<sub>2</sub>C D G met parelgrijs A<sub>2</sub>B<sub>2</sub>.

Dit geldt ook voor juxtaposerende dominante factoren. Uit eene kruising blauwe (heterozygoot wit) enkele kam ♂ + zwart-heterozygoot erwtenkam ♀ bekwamen we 19 afstammelingen verdeeld als volgt:

Blauwe dubbele kam . . .	5
„ enkele „ . . .	1
Zwarte dubbele kam . . .	7
„ enkele „ . . .	6

Dit is nu theoretisch ook goed uit te leggen. De blauwe ♂ heeft als erfformuul: Z<sub>2</sub>W, E<sub>2</sub> de zwarte hen Z<sub>2</sub>, E<sub>2</sub>D. De verbindingen der factoren zijn dus de volgende:

$$\begin{array}{lcl}
 \begin{array}{c} \delta \\ ZW, E \\ Z, E \end{array} + \begin{array}{c} ZE D \\ Z, E \end{array} & = & \begin{array}{l} Z_2W, E_2D = \text{blauw, dubbele kam} \\ Z_2W, E_2 = \text{blauw, enkele kam} \\ Z_2E_2D = \text{zwarte, dubbele kam} \\ Z_2E_2 = \text{zwart, enkele kam.} \end{array}
 \end{array}$$

En dit is een algemeen verschijnsel wanneer men met heterozygote synthesisfactoren werkt. Na kruising van dergelijke heterozygoten, zoo bij mono-als polyhybriden, bij complementaire als bij juxtaposerende factoren bekomt men de uitmendelende genotypen, en bijgevolg doorgaans ook de phenotypen, in gelijk aantal.

## SAMENVATTING.

I<sup>o</sup> Benevens de dominante en intermediaire F<sup>1</sup> vormen treft men ook dikwijls gansch nieuwe F<sup>1</sup> phenotypen aan.

II<sup>o</sup> Deze nieuwe vormen zijn het gevolg van de synthesis der twee parentale genotypen. Ze kunnen tot twee typen herleid worden a) een gansch nieuwe type, tengevolge van eene complementaire synthesis. Dit geschiedt wanneer de twee parentale typen erfactoren van dezelfde groep bevatten, die elkaar volledigen. b) Een mozaiktype, door juxtapositie van twee dominante eigenschappen, waarvan elk der parentale typen er eene bezit.

III<sup>o</sup> In de F<sup>2</sup> splitsing, zoowel van de complementaire als van door juxtapositie verkregen synthesisvormen, bekleeden de nieuwe phenotypen de plaats die, in de dominante vormen, door de parentale typen ingenomen wordt, en deze de plaats der nieuwe vormen. Een dihybride synthesisvorm mendelt dus, in F<sup>2</sup>, als volgt: 9N, 3P, 3P<sup>1</sup>, 1N<sup>1</sup>.

IV<sup>o</sup> Na kruising van hybriden, zoowel met complementaire als met juxtaposerende heterozygote factoren, bekomt men in gelijk aantal al de uitmendelende genotypen.

## RÉSUMÉ.

1<sup>o</sup>. A côté des formes F<sub>1</sub> dominantes et intermédiaires on obtient souvent des générations F<sub>1</sub> à phénotype tout à fait nouveau.

2<sup>o</sup>. Une telle forme nouvelle est le résultat d'une synthèse des deux génotypes des parents. On y peut distinguer deux types : a) Un type nouveau, produit d'une synthèse complémentaire. Ceci sera effectué, quand les deux types parents contiennent des facteurs génotypiques du même groupe, qui se complètent réciproquement. b) Un type mosaïque qui résulte d'une juxtaposition des deux facteurs dominants, dont chacun n'est présent que dans un seul des types parents.

3) Après la ségrégation la génération F<sub>2</sub> montre que les phénotypes nouveaux des formes synthétiques complémentaires, ainsi que ceux obtenus par juxtaposition, changent de place avec les types parents, quand on compare les générations F<sub>2</sub> avec celles des formes dominantes. Une forme synthétique dihybride montre

**ainsi la ségrégation suivante dans la génération  $F_2$  :  $9N : 3P : 3P^1 : 1N^1$ .**

**4) Après le croisement des hybrides à facteurs hétérozygotes complémentaires, aussi bien qu'à facteurs juxtaposés, on obtient tous les génotypes possibles dans des proportions égales.**

**(Instituut voor Huisdierkunde van Leuven)**

# ARGYNNIS PAPHIA-VALESINA, EIN FALL GESCHLECHTSKONTROLLIERTER VERERBUNG BEI SCHMETTERLINGEN

von R. GOLDSCHMIDT (Berlin—Dahlem) und E. FISCHER (Zürich).

## Inhalt.

- I. Einleitung.
- II. Bericht über die Zucht von Dr. med. E. FISCHER.
  1. Das Aeussere der f. *valesina* Esp. und ihre Variabilität.
  2. Geographische Verbreitung der f. *valesina* Esp.
  3. Der Gang der *paphia* — *valesina* Zucht.
  4. Die Züchtungsmethode.
- III. Analyse der Zuchten von R. GOLDSCHMIDT (Berlin—Dahlem).
  1. Das Resultat.
  2. Einzelanalyse.
  3. Der Stammbaum.
  4. Ist V V lethal?
  5. Das Wesen der geschlechtskontrollierten Vererbung.

## I. EINLEITUNG.

Im Reich der Schmetterlinge gibt es bekanntlich eine ganze Reihe von Fällen, in denen einer Männchenform mehrere Formen von Weibchen gegenüberstehen, die bald an getrennten Lokalitäten, bald auch an der gleichen Lokalität vorkommen. Am bekanntesten sind ja die Fälle geworden, in denen die Weibchen gleichzeitig mimetisch sind, wie vor allem bei dem berühmten Fall des *Papilio dardanus*. Die moderne genetische Betrachtung dieser Fälle beginnt mit der Arbeit von DE MEIJERE<sup>1)</sup> über den *Papilio memnon*, in der im allgemeinen gezeigt wurde, dass das Auftreten der Weibchenformen nach Mendelschen Gesetzen erfolgt, und

dass die Männchen unsichtbar auch die Faktoren der Weibchenformen enthalten. Eine genauere Analyse führte dann GEROULD<sup>1)</sup> für den Fall des *Colias philodice* und seiner weissen Weibchenform durch. Er kam zu dem Schluss, dass die Vererbung der weissen Weibchenform ähnlich ablaufen müsse wie die Vererbung der Hornlosigkeit bei Schafen nach BATSONS Interpretation, d. h. die weisse Flügelfärbung ist eine Eigenschaft, die im männlichen Geschlecht rezessiv und im weiblichen dominant ist; heterozygote Weibchen sind daher weiss, heterozygote Männchen gelb. Die Kreuzung eines Heterozygoten mit einem Homozygoten muss daher gelbe Männchen und zur Hälfte gelbe, zur Hälfte weisse Weibchen ergeben. Werden aber Heterozygote beider Geschlechter gekreuzt, so müsste eine Spaltung 1:2; 1 eintreten also auch unter den Männchen  $\frac{1}{4}$  weisse erhalten werden. In Wirklichkeit waren aber alle Männchen wieder gelb, weshalb GEROULD die weitere Annahme macht, dass homozygot-weisse lebensunfähig sind. Diese komplizierten Erklärung trat dann GOLDSCHMIDT<sup>1)</sup> entgegen, in dem er zeigte, dass es sich bei der weissen Flügelfarbe um eine Mutation innerhalb der weiblichen sekundären Geschlechtscharaktere handeln muss. „Ihre Vererbung muss dann natürlich aus dem Modus der normalen Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere hervorgehen, und genau so verlaufen, wie wenn zwei Varietäten gekreuzt werden, die sich nur in einem sekundären Geschlechtscharakter eines Geschlechtes unterscheiden.“ Dieser Satz hat sich dann auch als richtig bewährt, wenn auch die dann im einzelnen gemachten Annahmen über den Vererbungsmodus der sekundären Geschlechtscharaktere später nicht aufrecht erhalten werden konnten. Eine sehr schöne Analyse wurde dann von FRYER für den *Papilio polytes* und seine drei Weibchenformen *cyrus*, *polytes* und *romulus* durchgeführt. Er zeigte nämlich, dass an der Hervorbringung der drei Weibchenformen zwei Mendelfactoren beteiligt sind A und B; alle Weibchen mit A und B sind *romulus*, alle mit A *polytes* und alle ohne A *cyrus*. Im Männchen sind alle Faktorenkombinationen nachzuweisen, ohne aber sichtbar zu werden, was mit Hilfe eines Hemmungsfaktors erklärt wird. In seinen Untersuchungen über Intersexualität konnte nun aber GOLDSCHMIDT zeigen und experimentell

1) Literaturcitate und Discussion bei GOLDSCHMIDT, R; Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung Berlin, 1920.

beweisen, dass die Vererbung sekundärer Geschlechtscharaktere bei Kreuzung von Formen, die sich in solchen unterscheiden, nicht von einer gewöhnlichen mendelschen Vererbung abweicht, abgesehen davon, dass die Entscheidung des Geschlechts durch einen der Geschlechtsfaktoren das phänotypische Erscheinen jener mendelnden Eigenschaften bedingt, resp. verhindert, sie kontrolliert.

Der Beweis konnte folgendermassen geführt werden:

Wird ein Individuum intersexuell, so kann auch der eigentlich unsichtbare Charakter entsprechend der vorhandenen Faktorkombination sichtbar werden. GOLDSCHMIDT bezeichnet daher diesen Vererbungstyp als geschlechtskontrollierte Vererbung und dehnte die Interpretation auch auf die Fälle des *Colias* und *Papilio* aus, die nunmehr eine sehr einfache Erklärung finden: eine gewöhnliche Mendelspaltung mit einem oder zwei Faktoren; die Charaktere werden aber in ihrem äusseren Erscheinen von den Geschlechtsfaktoren kontrolliert, können nur im heterogameten Weibchen sichtbar werden. Für den im folgenden zu beschreibenden Fall, der sich eng an den des *Colias* anschliesst, lässt sich ebenfalls solche Interpretation nachweisen.

## II. BERICHT ÜBER EINE ZUCHT VON ARGYNNIS PAPHIA L. UND IHRE WEIBLICHE NEBENFORM VALESINA ESP. von DR. med. E. FISCHER in Zürich.

### 1. Das äussere der *f. valesina* Esp und ihre Variabilität.

*Argynnis paphia* L. ist die grösste *Argynnis*-Art Nord- und Südeuropas und wird im Süden unseres Erdteils nur von der dort vorkommenden *A. pandora* Schiff. um ein wenig übertriften. Sie ist eine ausgesprochen sexuell-dimorphe Art. das ♂ ist oberseits lebhaft rotocker gelb, das ♀ dunkler braungelb, mit einem besonders auf den Hinterflügeln oft vorhandenen grünlichen Schimmer, beide mit schwarzen Binden und Reihen runder Flecken gezeichnet, das ♂ auf den Vorderflügelnadern  $a$ ,  $c_2$ ,  $c_1$  und  $m_3$  mit ungewöhnlich starken schwarzen Duftschuppenwülsten versehen. Die Vorderflügelunterseite ist blass braungelb mit einigen fast erloschenen schwarzen Flecken, die in ihrer Lage denen der Oberseite entsprechen; der Apex ist grünlich; die Hinterflügel



metallisch grünglänzend mit mehreren silbernen Längsbinden und Randornamenten. *A. paphia* hat, wie es vielen Arten dieser Gattung eigen ist eine sehr weite Verbreitung erlangt von England bis Nordafrika, über ganz Südeuropa und Nordpersien, von der Nordküste über Petersburg durch die gemässigten Gebiete Asiens und Chinas bis Japan. Im allgemeinen zeigt sie aber in diesen weiten Fluggebieten auf der Oberseite keine bedeutenden Abweichungen in Farbe und Zeichnung; dagegen ist es charakteristisch, daß gegen Südeuropa hin die grüne Fläche und die Silberbinden mehr und mehr schwinden (f. *anargyra* Stgr.) und in Nordafrika an der am Djebel Aurès lebenden grossen Form *dives* Oberth. durch eine fast einfarbig goldigschimmernde Farbe ersetzt sind, während umgekehrt gegen Osten die grüne Grundfarbe und die Silberbinden der Hinterflügel-Unterseite sich auffallend verstärken und bei den grossen chinesischen und anderen ostasiatischen Lokalformen die kräftigste Ausbildung und in f. *tsushimana* Fruhst. auf der Insel Tsushima ihren Höhepunkt erreichen.

Sehr bemerkenswert ist es nun, dass zwar nicht überall aber doch im weitaus grössten Teil des Verbreitungsareals neben den eben genannten rotgelben ♂ und braungelben ♀ noch eine zweite Weibchenform auftritt, die zuerst aus dem Wallis näher bekannt und darum von ESPER (etwa um 1780) als *valesina* benannt wurde. Sie ist eine ausgesprochen dunkle, sogenannte melanistische Form, obgleich ihre Färbung kaum mit dem echten Melanismus wesensgleich sein dürfte. Die Fleckenzeichnung ist überall dieselbe, wie bei dem gewöhnlichen braunen *paphia* ♀, aber die Grundfarbe ist eine schwärzliche, oft leicht grünlich schimmernde.

Die *Valesina* zeigt indessen bei aller Wahrung ihres exzentrischen Färbungscharakters eine grosse Variabilität, die sich kaum in der Zeichnung, deren Elemente in der Grösse etwas schwanken können, zeigt, wohl aber in der Grundfärbung im Sinne einer interkostalen hellgrünen bis weissen Fleckung. Es gibt sogar besondere Fälle, bei denen nur am Costalrande der Vorderflügel vor dem Apex ein breiter gelblicher bis weisser Fleck quer über die Adern verläuft und damit einen ausgesprochenen Schrägflecktypus zustande bringt, wie es sich bei *Pyrameis* und *Limenetis*-Arten findet.

## 2. *Geographische Verbreitung der valesina Esp.*

Diese zeigt einige Besonderheiten; ihr Zentrum liegt offenbar im nördlichen China, etwa bei Peking, (Also etwa wie Madrid, Sardinien, Angora in Kleinasien bei 40° n. Br), wo sie etwa um die Hälfte grösser als europäische Stücke, als *f. valesina* Fruhst, fast die alleinige weibliche Form darstellt und sich ostwärts bis zur Meeresküste ausbreitet und die Insel Askold noch erreicht, während sie in Japan ganz zu fehlen scheint. Westlich von China nimmt sie gegenüber dem braunen *paphia* ♀ an Zahl immer mehr ab, findet sich dann in noch ziemlich hohen Prozentsätzen in der Ukraine und Nordostdeutschland, z.B. bei Königsberg, weiter bei Stralsund und ist auch noch in Westdeutschland, in einigen Gegenden Frankreichs und in den Gebirgen der südlichen Schweiz nicht selten. Im Süden erreicht sie noch Kleinasien und die Mittelmeerländer, dürfte in Afrika bereits fehlen, während sie im mittleren Europa, zumal in den niederen und flachen Gebieten nur ganz vereinzelt einmal unter der Normalform angetroffen wird. Uebrigens kann sie auch in Gebirgshölzern, wo sie einst häufig war heute fehlen und umgekehrt an Oertlichkeiten neuerdings auftreten, wo man sie früher umsonst suchte. Dies hängt aber vielfach, wie, bei *paphia* überhaupt, die ja eine ausgesprochene Bewohnerin lichter Waldstellen ist, mit den vom Menschen gesetzten Veränderungen des Waldbestandes zusammen. Dort, wo die Nährpflanze der Raupe (*Viola. Rubus*?) und diejenige des Falters (Distelscabiosen und Brombeerblüten) vorhanden sind, siedelt sich *paphia* rasch an, wächst hier aber junger Wald in die Höhe und beschattet mehr und mehr die niedere Vegetation, so verschwindet mit den genannten Blütenpflanzen auch die *paphia* wieder und sucht sich einen andern Flugplatz.

In bergigen Gegenden Mitteleuropas steigt *paphia* und *valesina* etwa bis 1200 hoch an.

## 3. *Der Gang der paphia-valesina Zucht.*

Der Beginn der vorliegenden Untersuchung reicht bis auf das Jahr 1907 zurück, wo FISCHER bei seinen *lathonia*-Zuchten die Entdeckung machen konnte, dass sich Tagfalter auch in der Gefangenschaft und

zwar in kleinsten Räumlichkeiten unter geeigneten Umständen paaren und weiterzüchten lassen.

Schon viele Jahre früher waren Paarungsversuche mit Tagfaltern von HORN, J. BREIT u.a. angestellt worden, z.T. unter Verwendung umfangreichster, ein Stück Natur vortäuschender oder fast wie kleine Gärten aussehender Zwinger. Sie wurden aber sehr bald als aussichtslos oder wenig Erfolg bringend wieder verlassen. Der eben erwähnte *lathonia*-Fall von 1907 brachte eine entsprechende Wendung, weil er zeigte, dass kleine Behälter, sog. Raupenzuchtkästen mit Gazewänden und sogar grosse Glaszylinder unvergleichlich günstigere Resultate in der Paarung ermöglichen.

Nachdem darauf bei *lathonia* L. und *pandora* Schiff. zahlreiche Kopulationen erreicht waren, schien es an der Zeit, die di- und trimorphe *paphia-valesina* in den Bereich dieser Versuche zu ziehen. Im Sommer 1910 wurden Vorversuche mit von H. RANGNOW, Berlin, besorgten lebenden *valesina* ♀ vorgenommen und 1911 mit solchen von ALBRECHT aus jener Gegend wiederholt. Sämtliche *valesina* ♀ waren bereits in der Natur befruchtet worden und wurden zur Eibalage verwendet; die daraus erzogenen Falter sollten alsdann im folgenden Sommer zur Paarung gebracht werden. Es waren aber noch viele Schwierigkeiten bei der Ueberwinterung und zweckmässigen Aufzucht zu überwinden. Um diese Zeit (1913) ist auch ein Zuchtversuch von J. DEWITZ angestellt und im Dezember 1913 im Zoologischen Anzeiger publiziert worden. Die Eibalage, Ueberwinterung der Raupen und Aufzucht der Falter erfolgte dabei in einem geräumigen Kasten im Freien und ergab

59 ♂      26 paph. ♀      26 val. ♀

Eine Paarung der Falter ist nicht versucht worden. Inzwischen hatte FISCHER die Methode so verbessern können, dass 1914 mit einer umfangreichen Zucht der *valesina* begonnen werden konnte, deren Ergebnisse z. T. in der „Soc. entomologica“ (Bd. 31 und 35) bekannt gegeben wurden.

Als Ausgangsmaterial wurden junge Räupchen von F. LÜBBE in Königsberg bezogen, der von einem dort im Juli 1914 gefangenen *valesina* ♀ Eier hatte absetzen lassen. Die Räupchen wurden in Zürich überwintert und ergaben im Sommer 1915 an Faltern:

94 ♂      35 paph. ♀      25 vales. ♀

unter denen alsdann mehrere fruchtbare Paarungen erfolgten, so-

dass 6 Zuchten, die im Stammbaum mit A bis F bezeichnet sind, angelegt werden konnten. Die Entwicklung bis zum Falterstadium war dabei allerdings ungleich und für die Folgezeit kommen nur die beiden Zuchten C und F in Betracht, von denen weitere Nachkommenschaft erhalten werden konnte, und da in diesen beiden Linien schon sehr früh, zwei ganz verschiedene d. h. in entgegengesetzter Richtung tendierende neue Formen auftraten, so wurden sie auch weiterhin getrennt gehalten. In der Linie F war das eine höchst sonderbar und ist vielleicht für spätere Forschungen von Wert, dass bei einer Inzucht ( $F \times F$ ) in Zucht 7 ganz spontan eine Aberration erschien, die einer sogenannten Frost- oder Hitzeaberration entsprach und dass sie im Sommer 1919 in Zucht 45 nochmals auftauchten.

Anders die Linie C:

Von ihrer Nachkommenschaft war eine kleine Anzahl Raupen nachvorausgegangener künstlicher Ueberwinterung und nachherigem Antreiben durch Wärme in Zucht genommen worden und ergab von 36 Raupen 23 Falter und zwar:

9 ♂                      4 p ♀                      10 v ♀

während die andern Raupen, etwa 200 an der Zahl bei der Ueberwinterung infolge zu grosser Trockenheit eingingen. Trotz der erhaltenen geringen Falterzahl gelang es aber doch, sogar im November (!) eine Copula (C 1) zu erhalten, womit die Linie C am Leben erhalten werden konnte. Nachdem das Weibchen aber bloss 14 Eier abgesetzt hatte, starb es aus nicht näher bekannter Ursache ab. Die 14 Eier ergaben 14 Räupchen und diese im II. bis IV. 1916 10 Falter und zwar:

2 ♂                      2 p ♀                      5 v ♀

und ein gynandromorphes Stück.

Die zwei einzigen ♂♂ entsprachen nicht der normalen Form, sondern stellten eine bis damals ganz unbekannte Neuheit (die 1920 in der „Soc. entomol.“ Bd. 35 beschriebene und abgebildete mut. *Lubbeana*) dar. Diese beiden ♂♂ zeigten schon vom ersten Tage an hochgradige homosexuelle Perversitäten; sie versuchten unabhängig, sich gegenseitig zu kopulieren; am 10. IV. paarte sich indessen das grösste ♂ mit einem gleichsinnig aberrativ veränderten *valesina* ♀ (G), worauf sofort wieder das perverse Treiben mit dem andern ♂ begann und mehrere Tage lang sich fortsetzte.

während dagegen ein im Flugraum befindliches zweites *valesina* ♀ ganz unbeachtet gelassen und erst am 27. IV. vom kleinen ♂ gepaart wurde. Dieses zweite *valesina* ♀ wurde alsdann für eine Schnellzucht verwandt, um zu ermitteln wie rasch unter Anwendung künstlicher Ueberwinterung von jeweilen nur 8 Tagen und nachheriger Anwendung von Treibtemperaturen die Entwicklung vor sich gehen werde und wie viele Generationen hindurch reine Incestzucht angewendet werden könne. Bis zum Herbst ergaben sich noch zwei weitere Faltergenerationen (C II 2 und C II 3), worauf die Zucht aus äusseren Gründen abgebrochen werden musste, nachdem vom April 1915 bis September 1916 vier Generationen erreicht waren, während *paphia* normalerweise nie mehr als eine Generation im Jahre produziert.

Die Nachkommen der zuerst gepaarten ♀ erreichten ganz im Gegensatz zu den Eltern mit bloss 14 Eiern die enorme Zahl von 1200 Eiern, also das 4 bis 6 fache des normalen. Von diesen 1200 starben 475 noch vollständiger Entwicklung ab. Ob eine angestammte Schwäche die Ursache war, bleibt dahingestellt, nicht ausgeschlossen ist es, dass es sich um gynandromorph veranlagte Eier handelte, da schon unter den Vorfahren ein sogenannter Mosaikzwitter auf 10 Falter sich fand. Die Aufzucht der übrigen von denen während der langen Sommer- und Winterzeit noch viele eingingen, erfolgte in zwei Zuchten im Sommer 1916 und Frühjahr 1917, wie dies im Stammbaum verzeichnet ist. Es soll hier vermerkt werden, dass sämtliche direkten Nachkommen beiderlei Geschlechts der mut. *Lubbeana* entsprachen. Neben Inzuchten wurden im Weiteren auch Rückkreuzungen mit aus der Natur stammenden normalen *paphia* ♀♀ wiederholt vorgenommen und bis zum Jahre 1921 von Zucht C ausgehend 51 verschiedene Kombinationen mit zusammen 101 Kopulationen erreicht, wobei der Sommer 1917 mit 43 Paarungen der reichhaltigste war. Die Gesamtzahl der dabei gezüchteten Falter betrug gegen 6000.

#### 4. Die Züchtungsmethode.

Ueber die besondere Technik dieser Tagfalterzuchten ist das folgende zu bemerken: Man wird zweckmässig so gut wie immer von einem eingefangenen Freiland *valesina* ♀ ausgehen, das, sofern es nicht gar zu frisch ist, befruchtet sein wird. Man erhält so ein besseres, lebenskräftigeres Stamm-

material, als wenn das ♀ aus einer Raupe gezüchtet wird. Vielfache Versuche und Erfahrungen haben eine Methode ergeben, die sehr günstige Zuchten ermöglicht; sie ist bereits im Abderhaldenschen „Handbuch der gesamten biologischen Arbeitsmethoden“ dargelegt worden und soll hier in kurzer aber praktisch ausreichender Form wiedergegeben werden.

Das Einfangen der ♀♀ hat vor allen mit der grössten Schonung zu erfolgen, damit nicht etwa ein Fuss verletzt oder der Leib gequetscht oder auch nur gedrückt werde. Man kann es an den geschlossenen Flügeln im Netz fassen und in einer Schachtel versorgen, oder diese letztere halb geöffnet ins Netz einführen und den Falter hineinschlüpfen lassen. Steckt man die Schachtel in die dunkle Rocktasche, so wird der Falter sofort ruhig und muss nun zu Hause in einem mit Tüll oder ähnlichem Stoffe überzogenen kleinen Raupenzuchtkasten untergebracht werden. Will man sich etwas das mühsame Zusammensuchen der Räumchen zum Zwecke der Ueberwinterung ersparen, so ist der Falter in einem grossen Glaszylinder von etwa 15 × 15 oder 20 × 20 cm Ausmass zu verbringen, auf dessen Boden ein raues Papier und an dessen Innenwand ein von oben bis unten reichendes und etwa  $\frac{1}{3}$  des Umfanges deckendes Tüllstück mit kleinen Heftplasterstückchen mehrfach so befestigt wird, dass es der Glaswand lose anliegt. Das *paphia* ♀ und *valentina* ♀ legt nämlich in der Natur draussen die Eier nicht an die Nährpflanze der Raupe sondern in deren Nähe an Baumstämme, oft bis in die Krone hinauf und im Glaszylinder schiebt es mit besonderer Vorliebe die Hinterleibsspitze durch die Tüllmaschen, sofern diese nicht zu eng sind und klebt die Eier auf die Aussenseite fest. Das Hineinstreuen einiger Veilchenblätter und farbiger Blumenblätter mag erfahrungsgemäss die gute Stimmung des ♀ und damit die regere Eiablage begünstigen. Das Gefäss wird am besten mit einem vier cm hohen derben Kartonstreifen als Deckel abgeschlossen, der aber nicht mit Tüll sondern mit sehr engmaschiger Gaze oder Battist überspannt ist, um eine Eiablage daran zu verhindern.

Schon von Anfang an und täglich zwei bis dreimal sind die Falter mit nicht zu dickflüssigem Honig- oder Zuckerlösung zu füttern, indem man jeden Falter mit Daumen und Zeigefinger an den geschlossenen Flügeln fasst und ihm mit einer etwas abgebogenen Insektennadel einen Tropfen Nährlösung in den gerollten Rüssel gibt und dies noch einige male wiederholt. Die *Argynnis*-Arten sind darin, ganz im Gegensatz zu den Papilioniden, sehr gelehrig und schon nach 1 bis 2 Tagen ist eine individuelle Ernährung gar nicht mehr nötig, es genügt, auf den Gazedeckel etwas Honigwasser mit einem Haar oder Wattepinsel zu streichen, oder ein mehrfach zusammengelegtes und mit der Lösung gut befeuchtetes Verbandgazestück darauf zu legen, an dem die Falter sehr bald naschen werden. Nie darf von der Lösung ins Gefäss hinuntertropfen, da dem Falter Flügel und Füsse verklebt werden könnten. Dagegen empfiehlt es sich sehr, zumal bei warmer Witterung, täglich einmal aus  $\frac{1}{2}$  M Höhe etwas frisches Wasser durch den Gazedeckel hindurch tropfenweise hineinfallen zu lassen. Die Falter nehmen solches oft lieber als Zuckerlösung, der Sprühregen erfrischt sie

ausserdem und regt sie zum Saugen und Absetzen der Eier offensichtlich an.

Die mit dem Tüllstück behangene Seite des Glases ist natürlich gegen das Licht zu kehren, auch ist ab und zu etwas Sonnenschein zu bieten, doch so, dass man ihn durch eine davor befindliche Blatt- oder Schlingpflanze oder einen Koniferenzweig oder dergl. dämpft und nie von oben hineinfallen lässt, weil dies zu einer Ueberhitzung führen würde. Als Waldschmetterling liebt es das *paphia* ♀ öfter ins Halbdunkel versetzt zu werden, wo die Eiablage mitunter, so auch oft in der Abenddämmerung, sehr emsig zu werden pflegt. Befindet sich das Gefäss am offenen Fenster oder auf einem Balkon, so ist über dem Gazedeckel noch eine Drahtgazelaube zu stülpen, um ein Angefallen werden durch Vögel zu verhindern; so kann den Faltern auch nachts am besten die nötige Freiluft verschafft werden.

Hat sich das ♀ seiner Eier entledigt, so stirbt es nach wenigen Tagen ab, oft erst nach 3 bis 4 Wochen, mitunter freilich auch vorzeitig, falls noch viele Eier im Leibe stecken.

Das Tüllstück wird jetzt abgenommen und lose zusammengeknittert in eine mittelgrosse Glasschale von etwa 6 bis 10 cm Durchmesser gelegt, anderswo deponierte Eier werden dazu gelegt und die Oeffnung mit Gaze — oder Battistdeckel verschlossen, nachdem noch ein Zettel mit der entsprechenden Bezeichnung hineingelegt worden ist. In dieser Verwahrung gehen die Raupen am luftigen Tüll in den Ruhezustand, der vom Juli oder August bis zum April dauert, ohne dass sie je die geeignete Nahrung vor oder während der Ruhe aufnehmen. Sie werden aber während dieser Fastenzeit öfters beweglich und es darf nicht unterlassen werden, schon vor dem Winter jeden Monat ein bis zweimal den Deckel zu entfernen und mit einem Wasserzerstäuber eine starke Nebelwolke hineinzusenden, sodass die Wand und der Tüll mit Wasserstaub beschlagen werden, und auch während des Winters, ist bei Tauwetter, aber nur bei über  $+ 5^{\circ}$  C gelegener Temperatur, diese Prozedur etwa in einem ungeheizten Raume oder im Freien zu wiederholen. Die Wirkung ist ganz augenfällig; sofort nach dem Bebrausen werden die sonst starr und zusammengezogen sitzenden Räupchen mobil, saugen sofort gierig Wasser ein und begeben sich hierauf wieder zur Ruhe, aus der sie sich innerhalb der nächsten Wochen durch weiteres Bespritzen kaum mehr bringen lassen. Es dürfte nicht ratsam sein, ausser dem Tüll etwas anderes in die Schale zu legen, insbesondere wären Pflanzenteile sehr nachteilig, denn da das wiederholte Befeuchten unerlässlich ist, würde sie zu der für die sehr kleinen Räupchen höchst gefährlichen Schimmelbildung führen. Die Schwierigkeit während der lang dauernden Ruhezeit die sich aus einer teilweisen Uebersommerung und einer vollständig Ueberwinterung zusammensetzt, liegt zum grossen Teil in der richtigen Feuchtigkeit; ist sie dauernd gering, oder auch nur vorübergehend einmal extrem, so vertrocknen die Räupchen, ist sie aber zu gross, nur vielleicht einmal auch nur 2 Tage, so kann bei irgendwie stagnierender Luft Schimmelbildung sogar am Tüll sich einstellen. Frosttemperaturen, sofern sie nicht gar zu schroff einfallen, erträgt die *paphia* Raupe sehr gut, selbst bis  $15^{\circ}$ ,  $20^{\circ}$  C und mehr,

nur sollte sie nach dem Bespritzen etwa einen Tag lang solchem nicht ausgesetzt werden. Sollen die Falter zur Nachzucht verwendet werden, so ist es fast unerlässlich, die Raupen während des Winters einige Tage in einer Temperatur von  $-6^{\circ}$  bis  $-10^{\circ}$  C zu halten. Will man kleine Serien als Stichproben auf die genetische Beschaffenheit schon frühzeitig, z.B. im Herbst antreiben, so sind sie für ca. 8 Tage in einem Frostraume bei einer Kälte von  $-6^{\circ}$  bis  $-8^{\circ}$  C unterzubringen; hierauf einen Tag in Zimmertemperatur vom etwa  $+15^{\circ}$  C zu belassen und da gleich in ein warmes Wasserbad von  $+38^{\circ}$  C, die man durch Zugiessen heissen Wassers bis 40 und  $42^{\circ}$  C steigern kann, zu verbringen und  $\frac{1}{2}$  Stunde darin zu belassen. Fischt man sie alsdann mit einem kleinen Pinsel heraus und legt sie in einer kleinen Glasschale auf feuchte Leinwand, so scheinen sie vollständig schlaff und tot zu sein. Bei etwa  $+15$  bis  $+20$  C und unter Glasdeckel gehalten, werden sie aber schon nach wenigen Stunden, oft allerdings auch erst nach 2 Tagen beweglich, beginnen sofort zu fressen und gehen in der Entwicklung gewöhnlich so rasch vorwärts, dass sie im Winter oder Frühjahr die Falter ergeben. Was überwintert, ist kühl und schattig, womöglich sogar verdunkelt zu halten und so aufzustellen, dass bei aller Sicherheit für Freiluft ausreichend gesorgt ist.

Da die Raupen im Frühjahr häufig schon zu einer Zeit lebhaft werden, wo Nahrung kaum gefunden werden kann, falls solche nicht aus einer Gärtnerei oder Blumenhandlung zu beziehen ist, so bringt man die Glasschalen am besten schon um Mitte Februar in einem Frostraum von unter oder doch knapp bis  $0^{\circ}$  C gelegener Temperatur und belässt sie dort, bis die Vegetation hervorgebrochen ist. Ein warmes oder heisses Wasserbad ist alsdann nicht nur nicht nötig, sondern sehr überflüssig, denn im Frühjahr beginnen die *paphia* Raupen sicher sofort zu fressen. Als Futter dienen die Blätter verschiedener *Viola*-Arten wie *conina*, *odorata*, *cornuta*, *tricolor* u. a. Das weitere Verfahren ist alsdann das bereits angedeutete. Bis zur vierten Häutung mögen Glasschalen verschiedener Grösse mit Glasdeckeln dienen, deren Boden mit Leinengewebe oder rauhem Papier belegt ist; auf der einen Seite (Lichtseite) werden zerrissene Blätter an die Glaswand gelegt und es ist für möglichst gleichmässige Temperatur ( $+15$  bis  $+25$  C) Sorge zu tragen. Nach jeder Häutung ist in der Regel eine etwas grössere Glasschale zu wählen und bei der hermetischen Abschlüssung, die eben das Abwelken der Blattstückchen verhindern soll, ist für Erneuerung der Luft zu sorgen, indem etwa zweimal täglich der Deckel abgenommen und die Luft mittels eines Kartonstückes herausgefächelt wird. Nach der vierten Häutung, bei individuenreichen Bruten schon vor derselben, wird der Glasdeckel durch einen derben Gazedeckel ersetzt, denn jetzt kommt es darauf an, möglichst viel frische Luft zu verschaffen, weshalb das Aufstellen der Gefässe am offenen aber beschatteten Fenster bei leichter Zugluft sehr empfehlenswert ist, wie auch andererseits ein leichtes Bebrausen gerade in dieser Entwicklungsperiode nicht allzu selten besorgt werden soll, da es die Fresslust offensichtlich anregt. Dagegen vermeide es der Züchter dieser und anderer *Argynnis*-



Arten, die Blätter in Wasser einzufrischen, um sie möglichst lange frisch zu erhalten; es disponiert dieses Verfahren ausserordentlich zu Krankheiten aller Art namentlich zur Flascherie und Polyederseuche und kann in kurzer Zeit den Raupen das Leben kosten. Es schadet sogar garnichts, wenn die Veilchenblätter etwas welken, bei feuchten Exkrementen ist dies sogar von Vorteil, und gesunde Raupen fressen solche Blätter sehr gerne, wenn etwa nur jeden dritten Tag der leiche Sprühregen verabfolgt wird. Natürlich lässt sich diese Spezies auch unter Gazeüberzug auf lebenden Violapflanzen erziehen, die in grossen Töpfchen oder Kistchen eingepflanzt sind; aber bei grossen Zuchten oder vielen Bruten, die getrennt aufgezogen werden sollen, verbietet sich ein solches Verfahren schon wegen der Gefrässigkeit der Raupen ganz von selbst; es wäre ein viel zu häufiges Wechseln der Pflanzen notwendig. Ist Nahrung reichlich vorhanden, so werden die Behälter vor der Nacht ganz damit angefüllt, während am Tage öfter aber weniger gegeben wird; grosse und etwas derbere Blätter von *V. odorata* zerreisst man zweckmässig auch jetzt immer noch in etwa vier Stücke, bei den andern Arten wird dies nicht nötig sein. Der Boden der Gefässe ist jeden vierten Tag oder sechsten Tag auszukehren, wobei ganz besonders auf die Möglichkeit des Entweichens der oft lebhaften Tiere, sowie des Verletzt- und Verwechseltwerdens zu achten ist. Im Allgemeinen wird es nicht zu raten sein, gar zu viele *paphia* Raupen gleichzeitig zu züchten, da der Futterbedarf nach der letzten Häutung ungeahnt gross werden kann; die Zucht vom Sommer 1917 mit ca. 2000 Raupen erforderte im letzten Stadium längere Zeit  $1\frac{1}{2}$  bis 2 kg Blätter von *V. odorata* die aus Gärtnereien und Privatgärten nur mit grosser Mühe und Umsicht beschafft werden konnten.

Ist die *paphia* Raupe ausgewachsen, so schwillt sie am II. und III. Segment an, wird kürzer und fahl in der Farbe und läuft rastlos umher. Die Raupen der einzelnen Zucht werden jetzt in geräumige, leichte Holz- oder Kartonschachteln, die zwei seitliche Gazefenster zum Zwecke guter Ventilation und einen gut schliessenden, etwas rauben Deckel mit oder ohne Gaze besitzen, verbracht und ihnen zur Vorsorge noch einige Blätter mitgegeben. An mässig warmem Orte aufgestellt, wird man in wenigen Tagen die Puppen an der Decke hängend vorfinden. Wählt man die Schachteln etwa in der Grösse 28.21.11 cm und belegt den Boden zum Voraus mit einem Löschblatt, das den Reinigungssaft des ausgeschlüpfen Falter aufsaugen soll, so können die Puppen darin belassen werden. Will man etwelche zu experimentellen Zwecken verwenden, so lockere man die Seide, an der sie befestigt sind, mit einer spitzen gebogenen Pinzette, ziehe sie behutsam von der Unterlage ab, stosse eine kräftige Insektennadel durch diese Seide und durch ein kleines Zettelchen, auf dem die Nummer der betreffenden Zucht steht und stecke sie in einer kleineren Schachtel an einem darin mit Siegellack befestigten Kork- oder Torfstreifen fest.

Für die zur Paarung und Nachzucht bestimmten Falter gilt das über das eingefangene ♀ schon gesagte. Grosse Glaszylinder mit dem eingehängten Tüllstück, an dem sie emporklettern können, eignen sich ziemlich gut für

den gedachten Zweck, im Interesse einer weit besseren Durchlüftung und zur Vermeidung einer Ueberhitzung sind aber kleinere Raupenkästen von ca. 21.25.35 cm mit Stoffwänden entschieden vorzuziehen. Den boden derselben belegt man mit einem starken rauen Papier, streut Blattwerk und farbige Blütenblätter darauf und setzt den Zwinger der Sonne aus; aber auch grössere Kästen z. B. von 50.25 cm Fläche und 50 cm Höhe sind, besonders bei grösserer Falterzahl (man kann in einem solchen grossen Kasten etwa 20 *paphia* Falter verbringen) sehr praktisch. Viel Sonne, besonders am Vormittag, fleissige Ernährung und der schon oft genannte künstliche Regen sind für das Gelingen der Paarungen unerlässliche Bedingungen.

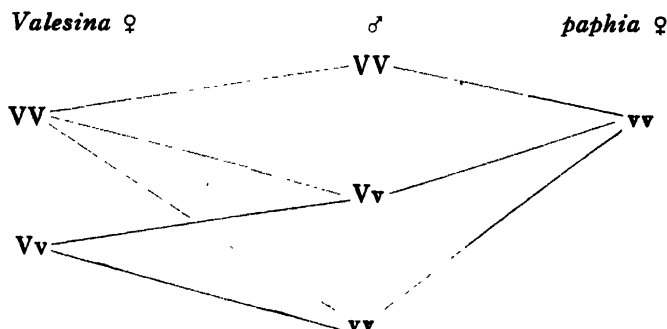
Die Kopulationen erfolgen meistens nach 9 Uhr morgens und um Mittag, kaum dagegen noch nach 3 Uhr. Nach dieser Zeit sollte der Kasten überhaupt nicht mehr der Sonne ausgesetzt bleiben, sondern in den kühlen Schatten verbracht und, sofern er im Freien bleibt, in wirksamster Weise gegen Vögel gesichert werden, die besonders in früher Morgenstunde, aber auch gegen Abend, die an den Wänden sitzenden Falter anfallen können. Die Paarungen, die 1 bis 2 Tage verbunden bleiben, sind möglichst bald unter genauer Bezeichnung zu separieren und es ist dazu ganz so zu verfahren, wie bereits für das Eier absetzende ♀ des Näheren dargelegt worden ist.

### III. ANALYSE DER ZUCHTEN

von Prof. Dr. R. GOLDSCHMIDT (Berlin—Dahlem).

#### 1. Das Resultat.

Im Interesse der Darstellung sei das Resultat der Analyse vorausgeschickt. Das *Valesina* ♀ unterscheidet sich von dem *paphia* ♀ durch den Besitz eines dominanten nicht geschlechtsgekoppelten Faktors V; ein *Valesina* ♀ kann also homozygot VV oder heterozygot Vv sein. Das *paphia* ♀ ist immer vv. Da das Wesen der geschlechtskontrollierten Vererbung darin besteht, dass das Männchen immer gleich aussieht, welches auch seine Faktorenkonstitution sei, also immer *paphia*-Charakter hat, da die Anwesenheit des männlichen Geschlechts den *valesina*-Charakter nicht sichtbar werden lässt, so kann das Männchen VV, Vv oder vv heissen. In der Natur gefangene Tiere in Gegenden in denen die *Valesina* fehlt, sind in beiden Geschlechtern stets vv, in Gegenden, in denen die *Valesina* neben der *paphia* vorkommt, können ♂ VV, Vv oder vv sein, *valesina* ♀ VV und Vv und *paphia* ♀ vv. Bei der Zucht sind nun die folgenden Kombinationen möglich:



1. *Paphia* ♂ VV × *valesina* ♀ VV = alle ♂ *paphia* VV.  
alle ♀ *valesina* VV  
würde mit einem *paphia-valesina* Dimorphismus weiterzüchten.
2. *Paphia* ♂ VV × *valesina* ♀ Vv = alle ♂ *paphia*  $\frac{1}{2}$  VV  $\frac{1}{2}$  Vv  
alle ♀ *valesina*  $\frac{1}{2}$  VV  $\frac{1}{2}$  Vv  
oder

F<sub>2</sub> hieraus könnte also ergeben entweder nur *valesina* ♀ oder 3 *valesina* : 1 *paphia*.

Da unter den *valesina* ♀ wie auch unter den ♂ auch Vv Individuen sind, so ist hier die Möglichkeit gegeben, dass eine Zucht mehrere Generationen lang nur *valesina* liefert und dann *paphia* wieder abspaltet.

3. *Paphia* ♂ Vv × *valesina* ♀ VV = wie vorige.
4. *Paphia* ♂ Vv × *valesina* ♀ Vv = alle ♂♂ *paphia*, nämlich VV : 2Vv : vv

Weibchen 3 *valesina* : 1 *paphia*, nämlich VV : 2Vv : vv.

*Paphia* ♀ einer solchen Zucht können in der nächsten Generation nur *Paphia* (♀ vv × ♂ vv) oder  $\frac{1}{2}$  *paphia*,  $\frac{1}{2}$  *valesina* (♀ vv × ♂ Vv) oder nur *valesina* (♀ vv × ♂ VV) liefern, ein scheinbar paradoxes Resultat, das eben nur bei geschlechtskontrollierter Vererbung möglich ist.

5. *Paphia* ♂ vv × *Valesina* ♀ VV = alle ♂♂ *paphia* Vv  
alle ♀♀ *valesina* Vv.

F<sub>2</sub> aus dieser Zucht ergibt 3 *valesina* : 1 *paphia* ♀, also ein ganz anderes Resultat wie die phänotypisch identischen Zuchten 1—3.

6. *Paphia* ♂  $vv \times$  *Valesina* ♀  $Vv =$  alle ♂ *paphia*  $\frac{1}{2} Vv \frac{1}{2} vv$   
 ♀  $\frac{1}{2}$  *Valesina*  $Vv \frac{1}{2}$  *paphia*  $vv$ .

*Valesina* ♀♀ dieser Zucht können in der nächsten Generation entweder 3 *valesina* : 1 *paphia* ♀ ( $Vv \times Vv$ ) oder  $\frac{1}{2}$  *valesina*  $\frac{1}{2}$  *paphia* ♀ ( $Vv \times vv$ ) erzeugen, *paphia* ♀ aber entweder nur *paphia* ♀ ( $vv \times vv$ ) oder  $\frac{1}{2}$  *paphia*  $\frac{1}{2}$  *valesina* ♀ ( $vv \times Vv$ ).

7. *Paphia* ♂  $VV \times$  *paphia* ♀  $vv =$  alle ♂ *paphia*  $Vv$   
 alle ♀ *valesina*  $Vv$

$F_2$  hieraus alle ♂ *paphia* ( $VV, 2Vv, vv$ ), ♀ 3 *valesina* ( $VV + 2Vv$ ) : 1 *paphia* ( $vv$ ).

8. *Paphia* ♂  $Vv \times$  *paphia* ♀  $vv =$  alle ♂ *paphia* ( $Vv$  und  $vv$ )  
 ♀  $\frac{1}{2}$  *valesina* ( $Vv$ )  $\frac{1}{2}$  *paphia*  $vv$ .

9. *Paphia* ♂  $vv \times$  *paphia* ♀  $vv =$  beide Geschlechter nur *paphia* reinzuchtend.

## 2. Einzelanalyse.

Da die Zucht ohne Kenntnis dieser Lösung durchgeführt wurde und auch bei der Schwierigkeit der Tagfalterzucht nicht immer jede gewünschte Kombination erhalten werden konnte, so muss der Stammbaum nun darauf kontrolliert werden, wie weit die Erwartungen aus der gegebenen Lösung zutreffen. Die folgenden Erwartungen sind zu prüfen:

1. Da *paphia* ♀ immer  $vv$  sind, gleichgültig welches ihre Herkunft ist und *paphia* Freiland-Männchen in einer *valesina*-freien Gegend ebenfalls  $vv$  sind, so darf die Kombination irgend eines *paphia* ♀ mit einem solchen Freilandmännchen nur wieder reinzuchtende *paphia* liefern. Dies trifft zu für die folgenden Zuchten des Stammbaums:

- a. P. ♀ *paphia* aus einer *valesina* enthaltenden Zucht, ♂ Freiland *paphia*.

$F_1$  (Nr. 1) 54 ♂ 64 ♀ *paphia*

$F_2$  (Nr. 20) aus 8 Einzelzuchten 174 ♂ 222 ♀ *paphia*

$F_1$  ♀  $\times$  Freiland ♂ (Nr. 25) 51 ♂ 12 ♀ *paphia*.

- b. P. ♀ *paphia* aus einer *valesina* enthaltenden Zucht, ♂ Freiland *paphia*

$F_1$  (Nr. 16) 42 ♂ 24 *paphia* ♀, 1 *valesina* ♀. Da dies der einzige Fall unter sämtlichen  $vv \times vv$  Kombinationen ist,

in dem ein *valesina* ♀ auftrat, so darf wohl mit Sicherheit ein Zuchtfehler angenommen werden.

F<sub>2</sub> (Nr. 34) 27 ♂ 32 ♀ *paphia*.

c. P. *paphia* ♀ aus *valesina* haltiger Zucht × Freiland ♂.

F<sub>1</sub> (Nr. 3) 143 ♂ 52 *paphia* ♀ 1 Gynandromorph<sup>1)</sup> (*paphia*)

F<sub>2</sub> (Nr. 32) 31 ♂ 43 *paphia* ♀

F<sub>3</sub> (Nr. 43) 6 ♂ 7 *paphia* ♀

d. P. *paphia* ♀ aus *valesina* haltiger Zucht × Freiland ♂

F<sub>1</sub> (Nr. 46) 45 ♂ 74 *paphia* ♀ 1 Gynandromorph (*paphia*)

Das Gesamtergebnis dieser Kombination war also:

473 *paphia* ♂ 530 *paphia* ♀ 1 *valesina* ♀ 2 *paphia*

Gynandrom.

2. Wenn *paphia* ♂♂, die aus einer *valesina* haltigen Zucht abstammen, also VV, Vv oder vv sein könnten mit *paphia* ♀ nur *paphia* Nachkommenschaft liefern, müssen sie die Konstitution vv gehabt haben; F<sub>2</sub> etc. muss dann wieder nur *paphia* sein. Dies trifft für folgende Zuchten des Stammbaumes zu:

P. *paphia* ♂ und ♀ aus *valesina* haltiger Zucht 27

F<sub>1</sub> (Nr. 38) 121 ♂ 132 ♀ *paphia*

F<sub>2</sub> (Nr. 54) 11 ♂ 14 ♀ *paphia*

3. Wenn aus der Kombination von *paphia* ♂ × ♀ nur *valesina* ♀ entstehen, so muss der Vater VV gewesen sein, denn  $VV \times vv = Vv$ . Daraus folgt 1. dass ein solcher Vater entstammen muss einer Zucht entweder  $VV \times Vv = VV + Vv$  also aus *valesina* ♀ oder einer Zucht  $Vv \times Vv = VV + 2Vv + vv$ , also 3 *valesina* : 1 *paphia* ♀. F<sub>2</sub> muss stets in 3 *Valesina* : 1 *paphia* spalten ( $Vv \times Vv$ ). Im Stammbaum finden sich 3 Fälle, in denen von *paphia* Eltern nur *valesina* ♀ erzeugt wurden:

a. P. *paphia* ♂ × ♀ aus Zucht F

F<sub>1</sub> (Nr. 7) 59 ♂ 33 *valesina* ♀

F<sub>2</sub> (Nr. 22) 47 ♂ 25 *valesina* ♀ 7 *paphia* ♀ = 3 : 1

Die Zucht F<sub>1</sub>, aus der die P-Tiere stammten, enthielt *paphia* und *valesina* ♀, also müsste sie das Verhältnis 3 : 1 zeigen. Die Zahlen sind 18 ♂ 15 ♀ *valesina*, 11 *paphia*. Das Verhältnis ist

1) Ueber bei diesen Zuchten beobachteten erblichen Gynandromorphismus wird in einer besonderen Arbeit berichtet werden. Die Gynandromorphen werden weiterhin weggelassen.

also nicht deutlich vorhanden. Ausser der  $F_2$  Spaltung 3:1 liegt hier eine weitere Probe darauf vor, dass alle  $F_1$  ♀ Vv waren nämlich eine Rückkreuzung eines solchen Weibchens mit einem Freiland-Männchen (vv). Das erwartete Ergebnis von  $1 Vv : 1 vv$  liegt vor, nämlich Nr. 27, 2 Zuchten von *Valesina* ♀ aus Nr. 7 × Freiland *paphia* ♂: 122 ♂ 40 *paphia* ♀, 51 *valesina* ♀. Zwei weitere Generationen aus *paphia* Tieren von Nr. 27 ergab nur *paphia* Tiere, war also  $vv \times vv$ , was mit den Möglichkeiten übereinstimmt.

b. P. *Paphia* ♂ × ♀ aus Zucht G und 3

$F_1$  (Nr. 19) 76 *paphia* ♂ 105 *valesina* ♀

$F_2$  (Nr. 35) 87 *paphia* ♂ 61 *valesina* ♀ 27 *paphia*

(Nr. 36) 21 *paphia* ♂ 30 *valesina* ♀ 5 *paphia* ♀♀

$F_2$  enthält also insgesamt 108 ♂ 91 *valesina* ♀ 32 *paphia* ♀, was sehr gut der Erwartung 3:1 entspricht. Das ursprüngliche P, dass Vv sein musste, entstammt wie erwartet einer Zucht (G), die eine Spaltung in 3 *valesina* : 1 *paphia* ♀ gezeigt hatte, nämlich 107 ♂ 73 *valesina* ♀, 30 *paphia* ♀.

c. P. *paphia* ♂ ♀ aus Zucht G

$F_1$  (Nr. 10) 32 *paphia* ♂ 30 *valesina* ♀ 1 *paphia* ♀.

Da alles andere stimmt, so muss das eine *paphia* ♀ auf einem Zuchtfehler beruhen, falls nicht etwa eine gelegentliche Parthenogenese vorkommt.

$F_2$  (Nr. 23) 104 *paphia* ♂ 60 *valesina* ♀ 30 *paphia* ♀.

Das  $F_2$  Verhältnis ist genau 2:1 statt 3:1; wir werden später darauf zurückkommen. Eine weitere Probe ergibt sich an dieser Stelle wieder daraus, dass ein  $F_1$  ♀ *valesina* mit einem Freiland ♂, also vv rückgekreuzt wurde. Das Resultat ist:

Nr. 28 111 *paphia* ♂ 53 *valesina* ♀ 61 *paphia* ♀

also Spaltung 1:1 nach Erwartung. Die Eltern der ursprünglichen P-Tiere waren wieder Angehörige der Zucht G, die unter b besprochen wurde.

4. Wenn aus der Kombination eines *paphia*-Pärchens sowohl *paphia* wie *valesina* ♀ hervorgehen, muss der Vater von der Konstitution Vv gewesen sein, da das *paphia* ♀ immer vv ist;  $Vv \searrow vv = Vv + vv$ . Das Zahlenverhältnis der beiden Weibchenarten muss 1:1 sein. Der Vater muss aus einer *valesina*-haltigen Zucht stammen (Vv) und  $F_2$  kann nur *paphia* oder *paphia* und *valesina* im

Verhältnis 1 : 3 oder 1 : 1 ergeben, niemals aber nur *valesina*.

a. *P. paphia* ♂ × ♀ aus Zucht 1914,

F<sub>1</sub> (A) 58 *paphia* ♂ 23 *paphia* ♀, 8 *valesina* ♀

Das Ueberwiegen der *paphia* ♀ (nicht *valesina*) bei der Erwartung 1 : 1 wird später besprochen werden. Die Eltern entstammten der Ausgangszucht 1914 von einem Freiland-*valesina* ♂, die 94 ♂ und 35 *paphia* ♀ und 25 *valesina* ♀ ergeben hatte. F<sub>2</sub> nicht erzeugt.

b. *P. paphia* ♂ × ♀ aus Zucht C

F<sub>1</sub> (C<sub>1</sub>) 2♂ 2♀ *paphia* 5 ♀ *valesina*

F<sub>2</sub> C II<sub>1</sub> 107♂ 30 ♀ *paphia* 73 ♀ *valesina*

C II<sub>2</sub> 18♂ 3 ♀ *paphia* 9 ♀ *valesina*

Die P. Tiere stammten aus einer Zucht, die *paphia* und *valesina* ♀ im Verhältnis 3 : 1 enthielt, nämlich Zucht C 9 ♂ 4 ♀ *paphia* 10 ♀ *valesina*.

c. *P. paphia* ♂ × ♀ aus Zucht 11

F<sub>1</sub> (24) 4 ♂ 3 ♀ *paphia* 2 ♀ *valesina*

Keine F<sub>2</sub>. Die P. Tiere entstammten der Zucht 11, die ergeben hatte:

47 ♂ 30 ♀ *paphia* 38 ♀ *valesina*.

d. *P. paphia* ♂ × ♀ aus den Zuchten 35 (♂) und 39 (♀)

F<sub>1</sub> (50) 89 ♂ 51 ♀ *paphia* 38 ♀ *valesina*.

Keine F<sub>2</sub>. Das P. Männchen entstammte der Zucht 35, die ergeben hatte:

87 ♂ 27 ♀ *paphia* 61 ♀ *valesina*.

5. Wenn ein *valesina* ♀ (Vv oder VV) mit einem Freiland *paphia* ♂ (aus einer *valesina* freien Gegend also vv) gepaart wird, so darf die Nachkommenschaft nur aus entweder nur *valesina* oder  $\frac{1}{2}$  *valesina*  $\frac{1}{2}$  *paphia* ♀ bestehen. Im ersteren Fall müssen sich beide Geschlechter bei Weiterzucht als Vv erweisen, im letzteren Fall die *Valesina* ♀ als Vv, die ♂ als Vv und vv. Bei den folgenden Zuchten von einem Elternpaar lag dieser Fall vor:

a. P. Freiland *paphia* ♂ × *valesina* ♀ aus G

F<sub>1</sub> (Nr. 14) 22 ♂ 4 *paphia* ♀ 4 *valesina* ♀ also vv ♂ × vv ♀.

Die Elternzucht G (s.o.) war Vv × Vv, enthielt also VV und Vv *valesina* ♀.

b. P. Freiland *paphia* ♂ × *valesina* ♀ aus Zucht 10.

F<sub>1</sub> (Nr. 28) 111 ♂ 61 *paphia* ♀ 53 *valesina* ♀, also vv ♂ × Vv ♀. Das P-Weibchen stammte aus Zucht 10, die nur *Valesina* ♀ enthielt, also alle Vv. Aus einem *Valesina* F<sub>1</sub> ♀ wurde mit einem vv ♂ aus Zucht 16 F<sub>2</sub> gezogen; sie ergab nach der Erwartung

Nr. 40 144 ♂ 83 *paphia* ♀ 68 *valesina* ♀

c. P. Freiland *paphia* ♂ × *valesina* ♀ aus Zucht 35

F<sub>1</sub> (Nr. 47) 16 ♂ 6 ♀ *paphia* 7 ♀ *valesina* also vv ♂ × Vv ♀. Das P. ♀ stammte aus einer Zucht, die 3:1 spaltete, also VV und Vv ♀ enthielt.

d. P. Freiland *paphia* ♂ × *valesina* ♀ aus Zucht 40.

F<sub>1</sub> (Nr. 58) 88 ♂ 47 *paphia* ♀ 33 *valesina* ♀ also vv ♂ × Vv ♀. Das P-Weibchen stammte aus der Zucht 40 mit Spaltung Vv:vv = 1:1, musste also Vv sein.

Ausser diesen Zuchten liegen noch einige weitere dergleichen Art vor, bei denen aber die Nachkommen mehrerer Mütter zusammen aufgezogen wurden. Hier ist die Möglichkeit gegeben, dass eine Mischzucht aus Vv × vv = 1:1 und VV × vv = nur *valesina* vorliegt, vorausgesetzt dass die P Weibchen aus einer Zucht stammten, die Vv und VV enthielt.

e. P. Freiland ♂ *paphia* × 4 *valesina* ♀ aus Zucht G.

F<sub>1</sub> (Nr. 4) 65 ♂ 19 *paphia* ♀ 89 *valesina* ♀.

Da beinahe fünfmal so viele *valesina* ♀ erschienen als *paphia* ♀, kann es keinem Zweifel unterliegen, dass unter den vier Gelegen sich auch die Kombination VV ♀ × vv ♂ befand, die nur *valesina* ♀ ergibt. Die Elternzucht G der P. Weibchen war ja auch tatsächlich eine Zucht, die VV und Vv ♀ enthielt. Aus der F<sub>1</sub> Zucht liegt eine F<sub>2</sub> vor:

F<sub>2</sub> (Nr. 21) 142 ♂ 48 *paphia* ♀ 65 *valesina* ♀,

das ♀ erwies sich also, wie erwartet als Vv, das Männchen wahrscheinlich vv. Ausserdem wurde ein F<sub>1</sub> ♀ *valesina* mit einem Freiland ♂ rückgekreuzt. Das Resultat ist nach Erwartung (Vv ♀ × vv ♂)

Zucht 26 23 ♂ 13 ♀ *paphia* 11 ♀ *valesina*

f. P. Freiland ♂ *paphia* × 2 *valesina* ♀ aus Zucht G.

F<sub>1</sub> (Nr. 15) 63 ♂ 2 ♀ *paphia* 50 ♀ *valesina*.

Das Resultat zeigt wieder eine Mischzucht mit wenig Individuen der Kombination Vv × vv und hauptsächlich VV ♀ × vv ♂, nur



*valesina* ♀ gebend. Zucht G hatte ja tatsächlich beide Sorten von ♀.  
g. P. Freiland ♂ *paphia* × 2 *valesina* ♀ aus Zucht 7.

F<sub>1</sub> (Nr. 27) 122 ♂ 40 ♀ *paphia* 51 ♀ *valesina*.

Die P. Weibchen müssen also beide Vv gewesen sein. Tatsächlich enthielt die Elternzucht Nr. 7. nur *valesina* ♀ aus *paphia*-Eltern, welche *valesina* ♀ also sämtlich Vv gewesen sein müssen. Eine F<sub>2</sub> hieraus wurde nur mit *paphia* ♀ gewonnen; sie konnte also sein vv ♀ × vv ♂ oder vv ♀ × Vv ♂. Das Resultat waren nur *paphia* nämlich Zucht 38 121 ♂ 132 *paphia* ♀, also erstere Kombination.

6. Während ein *Paphia*-Pärchen in seiner Nachkommenschaft sowohl nur *paphia* als auch nur *valesina* ♀ haben kann, kann ein *valesina* ♀ zwar nur *valesina* haben (VV ♀ × vv ♂ oder VV ♀ × Vv ♂ oder VV ♀ × VV ♂ oder Vv ♀ × VV ♂) niemals aber nur *paphia*.

Nur eine Kombination liegt vor, in der ein *valesina* ♀ nur *valesina* ♀ erzeugte, nämlich:

a. P. ♂ aus 35 × *valesina* ♀ aus Nr. 39.

F<sub>1</sub> (Nr. 51) 19 ♂ 21 *valesina* ♀.

Der Vater entstammte einer Zucht, die in *valesina*: *paphia* ♀ = 3:1 spaltete, also auch ♂ VV, Vv und vv enthielt. Die Mutter entstammte einer spaltenden Zucht deren *valesina* ♀ Vv sein mussten. Demnach lag die Kombination Vv ♀ × VV ♂ vor.

Wie erwartet wurde nie eine reine *paphia*-Zucht aus einer *Valesina*-Mutter erhalten.

7. Wenn die Kreuzung *valesina* ♀ × *paphia* ♂ eine Spaltung in *valesina* ♀ und *paphia* ♀ im Verhältnis 1:1 ergibt (Vv ♀ × vv ♂), so kann F<sub>2</sub> von einem *valesina* ♀ 3:1 oder 1:1 spalten; von einem *paphia* ♂ kann F<sub>2</sub> Spaltung 1:1 oder nur *paphia* ♀ ergeben. Solche Kreuzungen, in denen F<sub>2</sub> aus einem *paphia* ♂ gewonnen wurde, liegen vor:

a. P. *paphia* ♂ × *valesina* ♀ aus G

F<sub>1</sub> (Nr. 11) 47 ♂ 30 ♀ *paphia* 38 ♀ *valesina* = 1:1

F<sub>2</sub> aus *paphia* ♀ (Nr. 24) 4 ♂ 3 ♀ *paphia* 2 ♀ *valesina*, also  
♀ vv × ♂ Vv.

b. P. *paphia* ♂ Freiland × *valesina* ♀ aus 7.

F<sub>1</sub> (Nr. 27) 122 ♂ 40 ♀ *paphia* 51 ♀ *valesina*.

F<sub>2</sub> (Nr. 38) aus *Paphia* ♀ 121 ♀ 132 *paphia* ♀ also vv × vv.

c. *P. paphia* ♂ aus 16 × *valesina* ♀ aus 28.

$F_1$  (Nr. 40) 144 ♂ 83 *paphia* ♀ 68 *valesina* ♀.

$F_2$  mit *paphia* ♀ (Nr. 57) 36 ♂ 25 *paphia* ♀ 15 *valesina* ♀,  
also  $Vv$  ♀ ×  $Vv$  ♂.

Von Kreuzungen, in denen  $F_2$  aus einem *valesina* ♀ gewonnen wurde, liegt vor:

d. *P. paphia* ♂ aus 31 × *valesina* ♀ aus 19

$F_1$  (Nr. 41) 27 ♂ 15 *paphia* ♀ 14 *valesina* ♀

$F_2$  aus *valesina* ♀ (Nr. 60) 41 ♂ 40 *valesina* ♀ 11 *paphia* ♀,  
also  $Vv$  ♀ ×  $Vv$  ♂ = 3:1.

8. Wenn die Kreuzung *valesina* ♀ × *paphia* ♂ eine Spaltung in 3 *valesina* ♀:1 *paphia* ♀ ergibt, ( $Vv$  ×  $Vv$  =  $VV$ :2  $Vv$ : $vv$ ) dann kann  $F_2$  aus *paphia* ♀ ergeben, entweder nur *valesina* ♀, ( $VV$  ♂ ×  $vv$  ♀) oder  $1\frac{1}{2}$  *valesina* ♀ ( $Vv$  ♂ ×  $vv$  ♀) oder nur *paphia* ( $vv$  ♂ ×  $vv$  ♀);  $F_2$  aus *valesina* ♀ kann ergeben, entweder nur *valesina* ( $VV$  ♀ ×  $vv$ ,  $Vv$  oder  $VV$  ♂,  $Vv$  ♀ ×  $VV$  ♂) oder  $1\frac{1}{2}$  *valesina*  $1\frac{1}{2}$  *paphia* ♀ ( $Vv$  ♀ ×  $vv$  ♂) oder 3 *valesina*:1 *paphia* ♀ ( $Vv$  ×  $Vv$ ).

Solche Kreuzungen, in denen  $F_2$  aus einem *paphia* ♀ gewonnen wurde, liegen vor:

a. ♂ × ♀ *paphia* aus der 3:1 Zucht C.

$F_2$  (Nr. C<sub>1</sub>) 2 ♂ 2 *paphia* ♀ 2 *valesina* ♀, also  $Vv$  ♂ ×  $vv$  ♀

b. ♂ × ♀ *paphia* aus der 3:1 Zucht F.

$F_2$  (Nr. 7) 59 ♂ 33 *valesina* ♀ also  $VV$  ♂ ×  $vv$  ♀

$F_2$  (Nr. 8) 14 ♂ 4 *paphia* ♀ also  $vv$  ×  $vv$

c. ♂ × ♀ *paphia* aus der 3:1 Zucht G

$F_2$  (Nr. 10) 32 ♂ 1 ♀ *paphia* 30 ♀ *valesina*. Da das ♀ *paphia* jedenfalls auf einem Zuchtfehler beruht, liegt  $VV$  ♂ ×  $vv$  ♀ vor. Kreuzungen der Art, in denen  $F_2$  aus einem *Valesina* ♀ gewonnen wurden, liegen vor:

a. ♂ × ♀ *valesina* aus der 3:1 Zucht G

$F_2$  (Nr. 11) 47 ♂ 30 ♀ *paphia* 38 ♀ *valesina* also  $Vv$  ♀ ×  $vv$  ♂

$F_2$  (Nr. 13) 6 ♂ 2 ♀ *paphia* 7 ♀ *valesina* also  $Vv$  ×  $Vv$

b. ♂ × ♀ *valesina* aus der 3:1 Zucht C II<sub>2</sub>

$F_2$  (C II<sub>3</sub>) 32 ♂ 8 ♀ *paphia* 22 ♀ *valesina* also  $Vv$  ×  $Vv$

c. ♂ × ♀ *valesina* aus der 3:1 Zucht 35

$F_2$  (52) 7 ♂ 1 *paphia* ♀ 6 *valesina* ♀, also  $Vv$  ×  $Vv$ .

3. *Der Stammbaum.*

Im Folgenden sei der Stammbaum, der von Dr. med. E. FISCHER in Zürich 1914—1919 durchgeführten Zuchten wiedergegeben, auf den sich die vorstehende Analyse bezieht. Die Nummern der Zuchten entsprechen den vorher benutzten; die genetischen Formeln sind die in der Analyse als richtig erwiesenen. *p* bedeutet *paphia*, *v* *valesina*, Fr. bedeutet Freilandindividuum. Es heisst z.B. Fr. *p* ♂ × 35 *v* ♀ die Kreuzung eines *valesina* ♀ der Zucht 35 mit einem Freiland *paphia* ♂. Mischzucht bedeutet, dass die Raupen aus mehreren Copulae aufgezogen wurden. Nur in einigen Fällen kann deren genetische Beschaffenheit mit Bestimmtheit angegeben werden.

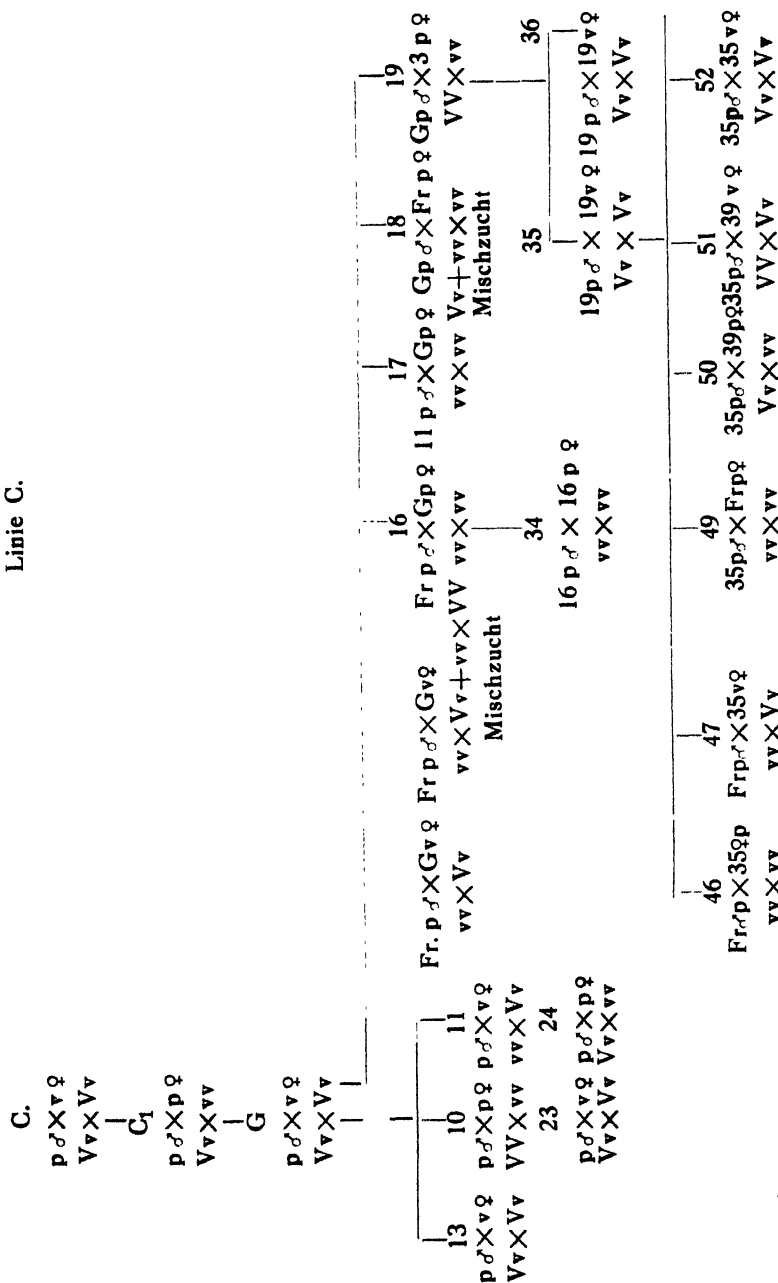
Da die Generationen der einzelnen Linien nicht in reiner Inzucht gezogen sind, so sind die Inzuchtzuchten von solchen, in denen nur einer der Eltern der Hauptlinie angehört durch eine punktierte Linie getrennt. Der ganze Stamm ist von einem ursprünglichen *valesina* ♀ abgeleitet und nur in einzelne Linien zerlegt, um die Darstellung im Rahmen der Druckseite zu ermöglichen.

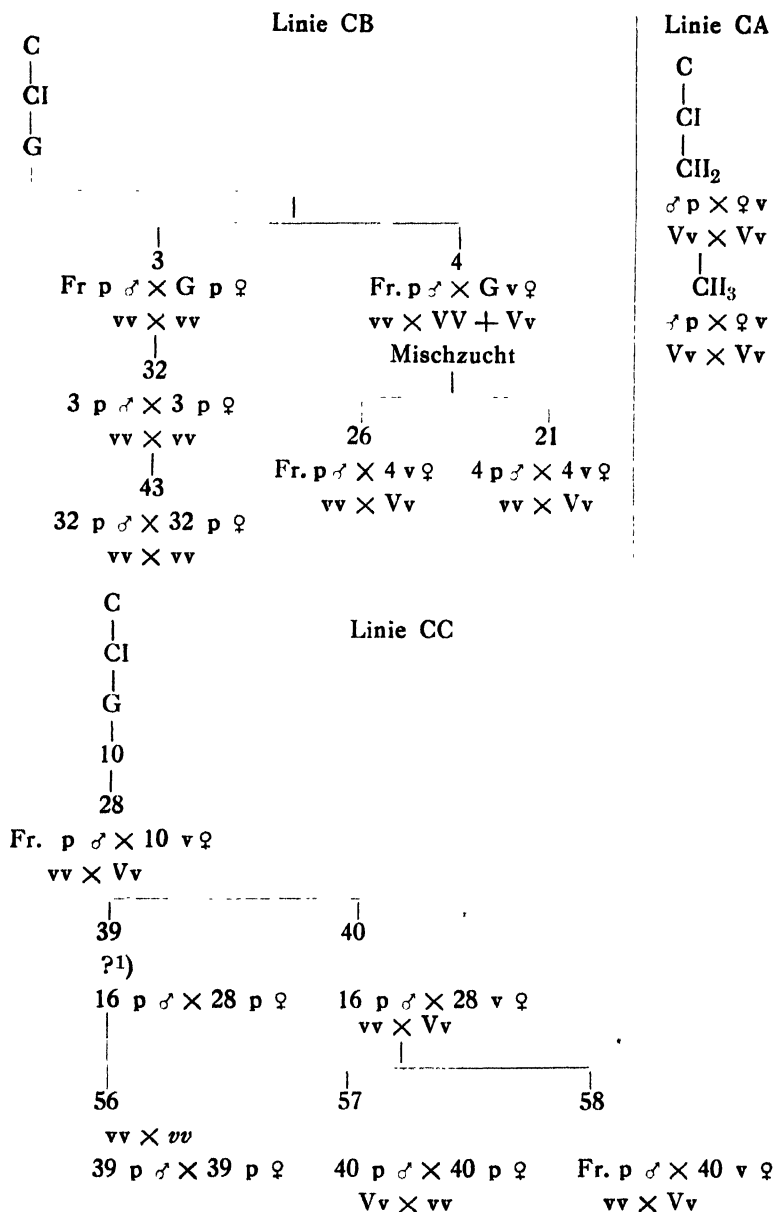
Ausgangspunkt die Eier eines von Herrn FR. LUBBE in Königsberg im Juli 1914 gefangenen *valesina* ♀. Die Räupchen wurden bis April 1915 in Zürich überwintert und daraus erhalten 94 ♂♂ 35 ♀ *paphia* 25 ♀ *valesina*. Die Eltern waren also *Vv* ♀ × *vv* ♂. Aus diesen Tieren stammen die Hauptlinien C und F. Von C sind die Nebenlinien CA und CB abgezweigt.

Ausgangszucht: *vv* ♂ × *Vv* ♀.

A	B	C	D	E	F
<i>p</i> ♂ × <i>p</i> ♀	<i>p</i> ♂ × <i>v</i> ♀	s. Lin. C	<i>p</i> ♂ × <i>v</i> ♀	<i>p</i> ♂ × <i>v</i> ♀	s. Lin. F
<i>Vv</i> × <i>vv</i>	?		<i>vv</i> × <i>Vv</i>	<i>Vv</i> × <i>Vv</i>	

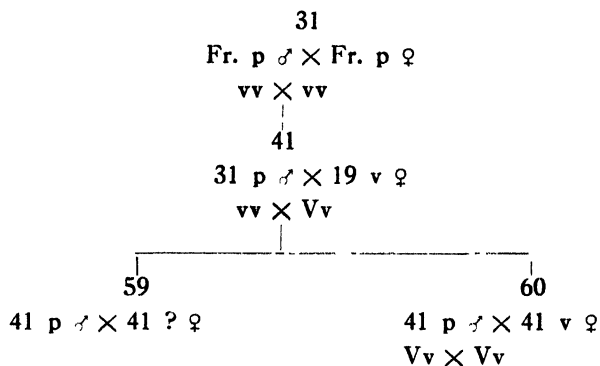
Linie C.





1) Diese Zucht ist die einzige im Stammbaum, deren Ergebnisse nicht mit der Erwartung übereinstimmen; es dürften keine *valesina* ♀ erscheinen. Die

## Linie 31



In der folgenden Tabelle sind schliesslich, die im Stammbaum verzeichneten Zuchten mit ihren Resultaten nach ihrer genetischen Beschaffenheit zusammengestellt:

1. *Kombination paphia ♂ vv × paphia ♀ vv.*

Nr.	paphia ♂	paphia ♀	valesina ♀
1	54	65	
3	43	52	
8	14	4	
16	42	24	1
17	4	12	
20	174	222	
25	51	12	
30	20	43	
31	4	11	
32	31	43	
34	27	32	
38	121	132	
43	6	7	
46	45	74	
49	39	38	
54	11	14	
	686	785	1

2. *Kombination von paphia ♂ Vv × paphia ♀ vv*

Nr.	paphia ♂	paphia ♀	valesina ♀
C I	2	2	5
A	58	23	8
24	4	3	2
50	89	51	38
57	36	25	15
	189	104	68
			172 ♀

3. *Kombination von paphia ♂ VV × paphia ♀ vv*

Nr.	paphia ♂	paphia ♀	valesina ♀
7	59	—	33
10	32	1	30
19	76	—	105
	167	1	168

4. *Kombination von paphia ♂ vv × valesina ♀ Vv*

Nr.	paphia ♂	paphia ♀	valesina ♀
D	17	10	9
11	47	30	38
14	22	4	4
21	142	48	65
26	23	13	11
27	122	40	51
28	111	61	53
40	144	83	68
41	77	15	14
47	16	6	7
58	88	47	33
	759	357	353

710



5. *Kombination von paphia ♂ Vv × valesina ♀ Vv*

Nr.	paphia ♂	paphia ♀	valesina ♀
C	9	4	10
E	29	4	9
F	18	11	15
G	107	30	73
C II <sub>2</sub>	18	3	9
C II <sub>3</sub>	32	8	22
13	6	2	7
22	47	7	25
23	104	30	60
35	87	27	61
36	21	5	30
52	7	1	6
60	41	11	40
	526	143	367

526 ♂ : 510 ♀

valesina ♀ : paphia ♀ = 2,57 : 1.

6. *Kombination von paphia ♂ VV × valesina ♀ Vv*

Nr.	paphia ♂	paphia ♀	valesina ♀
51	19	—	21

4. *Ist VV lethal?*

Bei seiner Bearbeitung des *Colias*-falles war GEROULD zu einer Interpretation gekommen, die es erforderte, dass bei der Kreuzung heterozygoter Eltern eine Spaltung eintrat in  $\frac{3}{4}$  gelbe :  $\frac{1}{4}$  weisse Individuen. In Wirklichkeit waren alle Männchen gelb und die

Spaltung der Weibchen näherte sich mehr der Zahl 2:1 als 3:1. GEROULD nahm deshalb in Analogie mit dem bekannten Fall der gelben Mäuse an, dass die homozygot-weißen Individuen nicht lebensfähig seien (Koppelung des Faktors für weiss mit einem Lethalfaktor). Aus unserer Interpretation der geschlechtskontrollierten Vererbung, die sich auch ohne weiteres auf den *Colias*-Fall anwenden lässt, folgt nun, dass die Männchen immer gleich sein müssen, somit eine besondere Annahme für die Erklärung des Fehlens der zweiten Männchensorte nicht benötigt ist. Wohl aber hat sich auch im *paphia-valesina*-Fall gezeigt, dass da wo die Spaltung 3 *valesina* : 1 *paphia* zu erwarten ist, die Zahl der *valesina* zu gering ist, nämlich 257:1. Es ist also zu erwägen, ob dem eine Bedeutung zukommt.

Da ist zunächst die Annahme auszuschneiden, dass Individuen VV zugrunde gehen, dass also die Kombination VV lethal ist. Wie die vorstehende Tabelle 3 zeigt, wurde in 3 Fällen von homozygoten VV-Männchen gezüchtet. Nun könnte es aber möglich sein, dass VV nur für Weibchen lethal ist. In den Zuchten mit nur einem Elternpaar fehlen in der Tat vollständig die Kombinationen mit VV ♀. Sie sind dagegen in den Mischzuchten zweimal vorhanden, nämlich bei Nr. 7 und 15. Bei einer Einzelfortpflanzung aus einer Zucht, die VV + 2 Vv + vv enthält, ist die Wahrscheinlichkeit, dass ein VV-Weibchen kopuliert *ceteris paribus*  $\frac{1}{4}$ . Mischzuchten mit mehreren Weibchen haben daher eine viel bessere Chance auch Eier von VV-Weibchen zu enthalten. Deshalb ist es nicht verwunderlich dass sie nur hier gefunden wurden. (Auch VV Männchen sind in einer Mischzucht 5 vorhanden). In den beiden genannten Mischzuchten sind die Vorbedingungen für Anteilnahme von VV-Weibchen gegeben, wie der Stammbaum zeigt. Bei Nr. 4. hatten 4 Copulae vorgelegen. Die Väter waren Freilandmännchen, also sicher vv. Das Resultat mit 89 *valesina* ♀ zu 19 *paphia* ♀ zeigt mit Sicherheit, dass eine oder mehrere der Einzelverbindungen nur *valesina* ♀ geliefert hatten. Mit einem vv Vater konnte dies Resultat nur durch eine VV Mutter bedingt sein. Bei Zucht 15 liegen die Verhältnisse wieder ebenso. Die beiden Väter waren Freilandmännchen vv, das Resultat zeigte zwei *paphia* ♀, 50 *valesina* ♀, also musste die eine Copula mit einem VV ♀ erfolgt sein. Von einer lethalen Natur von VV kann also keine Rede sein.

Betrachten wir nun einmal die Gesamtzahlen, so ergibt sich folgendes:

1. Reine *paphia* Zuchten : 686 ♂ : 785 ♀ = 100 ♂ : 114 ♀
2. Zuchten mit nur *valesina* ♀ : 167 ♂ : 168 ♀ = 100 ♂ : 100 ♀
3. Zuchten mit *paphia* : *valesina* ♀ = 1 : 1  
     948 ♂ : 882 ♀ = 100 ♂ : 93 ♀  
     461 *paphia* ♀ : 421 *valesina* ♀ = 1 : 0,91
4. Zuchten mit *valesina* : *paphia* = 3 : 1  
     526 ♂ : 510 ♀ = 100 ♂ : 97 ♀  
     *valesina* : *paphia* = 2,57 : 1

Dies zeigt 1. dass in den *valesina*-haltigen Zuchten das Geschlechtsverhältnis zu Ungunsten der Weibchen verschoben ist. 2. dass immer weniger *Valesina* Weibchen erscheinen als der Erwartung entspricht. 3. dass diese Unstimmigkeit besonders gross da ist, wo sich VV ♀ finden. Man darf daraus wohl schliessen, dass die VV ♀ relativ empfindlich sind (semilethal) und auch die Vv ♀ nicht ganz so lebenskräftig wie die vv ♀. Ueber die respektiven männlichen Kombinationen lässt sich nichts aussagen.

### 5. Das Wesen der geschlechtskontrollierten Vererbung.

Das Charakteristikum der geschlechtskontrollierten Vererbung besteht darin, dass eine gewöhnliche Mendelspaltung mit einem oder mehreren Faktoren nur in einem Geschlecht phänotypisch sichtbar wird. Da die Faktoren, die dies Verhalten zeigen nach der ganzen Lage der Dinge sich nicht von anderen durch Mutation entstandenen Erbfaktoren unterscheiden, so muss eine Erklärung dafür gefunden werden, warum diese Faktoren den Phänotypus des einen Geschlechts unbeeinflusst lassen. Diese Fassung der Fragestellung zeigt bereits, dass es uns nicht vorstellbar ist, dass die Erklärung auf genetischem Gebiet liegt: sie muss vielmehr entwicklungsphysiologischer Natur sein. Da erscheinen uns im Augenblick zwei Möglichkeiten diskutabel:

1. Es ist bekannt, dass bei den Schmetterlingen sich die Geschlechter beträchtlich durch ihren Chemismus unterscheiden. GEYER hat vor allem nachgewiesen, dass ein grosser, oft äusserlich sichtbarer Unterschied in der Zusammensetzung der Häm-

lymphe besteht. Damit nun eine bestimmte Färbung zustande kommt, ist es nötig, dass dazu die nötigen chemischen Voraussetzungen vorhanden sind, z.B. muss im Augenblick, in dem ein Melaninpigment gebildet werden soll, ausser der wohl nie fehlenden Oxydase das richtige Chromogen vorhanden sein. Wenn nun der männliche Stoffwechsel derart ist, dass trotz vorhandenen Erbfaktoren für die Bildung der Pigmentkomponenten die chemische Voraussetzung für ihre Realisierung fehlt, dann bleiben eben die betreffenden Faktoren ohne sichtbare Wirkung, wir haben die geschlechtskontrollierte Vererbung vor uns.

2. Eine andere Möglichkeit ist die folgende: Der eine der Autoren (GOLDSCHMIDT)<sup>1)</sup> hat in seinen bis jetzt noch nicht abgeschlossenen Versuchen zur Entwicklungsphysiologie des Flügel-musters der Schmetterlinge gezeigt, dass das Flügelmuster als solches schon auf sehr frühen Entwicklungsstadien des Flügels lokalisiert ist und dass dann seine Ausführung durch differente Entwicklungsgeschwindigkeiten der einzelnen Bezirke bedingt wird. Änderungen innerhalb eines gegebenen Musters, wie es bei *paphia-valesina* der Fall ist, können also einfach dadurch bedingt sein, dass die Anwesenheit eines bestimmten Erbfaktors die Entwicklungsgeschwindigkeit eines bestimmten Flächenteils des Flügels ändert. Nun sind, wie GOLDSCHMIDT in seinen Intersexualitätsstudien am Schwammspinner zeigte, die Entwicklungsgeschwindigkeiten verschiedenartigster Entwicklungsprozesse in beiden Geschlechtern verschieden. Es ist daher sehr wohl denkbar, dass zu dem Zeitpunkt, am dem der mutierte Erbfaktor in die Entwicklung eingreift, die männliche Differenzierung bereits einen Punkt erreicht hat, von dem ab nichts mehr geändert werden kann, während die weibliche Differenzierung noch nicht so weit ist, und daher von dem betreffenden Faktor gelenkt wird. Auch so kommt die Geschlechtskontrolle zustande. Wir neigen zu der Annahme, dass diese Erklärung die richtigere ist, und dass sie, entsprechend durchgearbeitet, sich auch auf die verwickelten Fälle der mimetischen

1) Untersuchungen zur Entwicklungsphysiologie des Flugelmusters der Schmetterlinge (Arch. Entwicklungsmech 47. 1920.)

Papilioniden anwenden liesse. Ausserdem aber gestattet sie vielleicht eine exakte Prüfung. Jedenfalls sehen wir, dass die Geschlechtskontrolle kein geheimnisvoller und verwickelter Erbmodus ist, sondern das Eingreifen wahrscheinlich sehr einfacher entwicklungsphysiologischer Verhältnisse in das Arbeiten mendelnder Faktoren.

# OBSERVATIONS SUR L'HÉRÉDITÉ DU CARACTÈRE „POIS à TROIS COSSES” ET DU CARACTÈRE „POIS CHENILLE”

par A. MEUNISSIER (VERRIÈRES-LE-BUISSON).

Les Pois potagers ont fait, à Verrières, l'objet de nombreuses études dont les résultats ont été en partie publiés <sup>1)</sup>.

Les circonstances malheureuses des ces dernières années nous ont obligés à réduire considérablement l'étendue des expériences et nous n'avons à reporter que les observations suivantes.

## CARACTÈRE „POIS À TROIS COSSES.”

On sait que, chez le Pois, les fleurs sont généralement au nombre de deux sur chaque pédoncule; mais, souvent, en particulier chez

- 
- 1) 1910 — PHILIPPE DE VILMORIN — Note sur des croisements de Pois (C. R. Académie des Sciences, 1910 2e sem. p. 548)
  - 1911 — PH. DE VILMORIN ET BATESON — A case of gametic coupling in *Pisum* (Proceedings of the Royal Society. vol. 84, 1911).
  - 1912 — PH. DE VILMORIN — Présentation de pois à cosses rouges — (Jnal de la Société Nationale d'Horticulture de France, 1912 p. 572).
  - 1913 — PH. DE VILMORIN — Etude sur le caractère „adhérence des grains entre eux” chez le Pois chenille (Comptes-Rendus de la 4e Conférence internationale de Génétique de Paris, 1911) (Paris, Masson, 1913).
  - 1918 — A. MEUNISSIER — Expériences génétiques faites à Verrières — (Bulletin de la Société Nationale d'Acclimatation, Paris 1918).
  - 1920 — A. MEUNISSIER — Observations faites à Verrières par Philippe de Vilmorin, sur le caractère „hile noir” chez le Pois. (Journal of Genetics, juillet 1920).
  - 1920 — A. MEUNISSIER — Note sur le Pois „chenille” (Journal Société Nationale d'Hort. de France, mars 1920 p. 118).
  - 1921 — JACQUES DE VILMORIN — Sur des croisements de Pois à fleurs colorées (C. R. Académie des Sciences, 29 mars 1921).

les variétés hâtives, il n'y a qu'une fleur, ou bien la seconde fleur avorte, et le pois est alors dit „à une cosse.”

Chez quelques variétés l'axe floral est plus ou moins allongé et le pédoncule peut donner, suivant la vigueur ou la constitution de la variété, trois, quatre ou même un nombre indéfini de fleurs. Ce sont les variétés dites „à trois et à quatre cosses.”

Plusieurs races cultivées présentent la particularité de donner un certain nombre de mailles à „trois cosses.” L'une des plus typiques est le pois „plomb”, race très tardive et à très petit grain rond vert donnant régulièrement trois, et même quatre, cosses à la maille. C'est la variété qui se trouve à la base des différents croisements faits à Verrières pour l'étude de ce caractère, qui est de nature *récessive*, mais extrêmement variable dans son amplitude. Les croisements faits avec „Reva” une variété d'origine suisse, très vigoureuse nous ont donné, dans leur descendance, des plantes présentant une forte proportion de mailles à trois, quatre et même parfois cinq cosses.

Nous avons réuni, dans le tableau ci-dessous, toutes les observations faites depuis 1914 concernant l'hérédité de ce caractère.

Dans ce tableau nous avons compté comme „maille à trois cosses” les mailles dans lesquelles on pouvait encore constater, au moment de l'examen à maturité, la présence d'une troisième fleur avortée.

*Pois Reva à 4 cosses.*

Numéros	Caractéristiques de la plante mère	Nombre de mailles produites ayant 3 cosses et plus	Chiffre le plus élevé de mailles à 3 cosses par plante.	Résultats et Observations diverses
145/14	1 plante ayant 7 mailles à 3 cosses et 1 à 4 cosses	34 mailles pour 20 plantes (1,7)	5 mailles	13 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 19. 1 plante ayant des mailles à 4 cosses sur 19.
146/14	1 plante ayant 12 mailles à 3 cosses (pas de 4 cosses)	25 mailles pour 15 plantes (1,6)	6 mailles	9 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 15 (pas de 4 cosses).

*Pois Reva à 4 cosses (suite).*

Numéros	Caractéristiques de la plante mère.	Nombre de mailles produites ayant 3 cosses et plus.	Chiffre le plus élevé de mailles à 3 cosses par plante.	Résultats et Observations diverses
447 14	1 plante ayant 6 mailles à 3 cosses et 3 mailles à 4 cosses	27 mailles pour 16 plantes (1,6)	4 mailles	13 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 16. 1 plante ayant des mailles à 4 cosses sur 16.
448 14	1 plante ayant 13 mailles à 3 cosses et 3 mailles à 4 cosses	22 mailles pour 17 plantes (1,2)	5 mailles	12 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 17. 1 plante ayant des mailles à 4 cosses sur 17.
449 14	1 plante ayant 2 mailles à 3 cosses et 5 mailles à 4 cosses	13 mailles pour 14 plantes (0,9)	3 mailles	6 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 14. 1 plante ayant des mailles à 4 cosses sur 14.
450 14	1 plante ayant 7 mailles à 3 cosses et 4 mailles à 4 cosses	11 mailles pour 13 plantes (0,8)	3 mailles	6 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 13. 1 plante ayant des mailles à 4 cosses sur 13.
451 14	1 plante ayant 9 mailles à 3 cosses (pas de 4 cosses)	16 mailles pour 19 plantes (0,8)	3 mailles	9 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 19. (pas de mailles à 4 cosses).
452 14	1 plante ayant 7 mailles à 3 cosses	7 mailles pour 19 plantes (0,3)	2 mailles	6 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 17. (pas de mailles à 4 cosses).
453 14	1 plante ayant 2 mailles à 3 cosses	8 mailles pour 17 plantes (0,4)	6 mailles	3 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 17. (pas de mailles à 4 cosses).
454 14	1 plante ayant 10 mailles à 3 cosses	51 mailles pour 26 plantes (1,9)	6 mailles	16 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 26. (pas de mailles à 4 cosses).



*Pois Reva à 4 cosses (suite).*

Numéros.	Caractéristiques de la plante mère.	Nombre de mailles produites ayant 3 cosses et plus	Chiffre le plus élevé mailles à 3 cosses par plante.	Résultats et Observations diverses.
455/14	1 plante ayant 5 mailles à 3 cosses	36 mailles pour 31 plantes (1,1)	9 mailles	11 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 31 (pas de mailles à 4 cosses).
456/14	1 plante ayant 13 mailles à 3 cosses	70 mailles pour 31 plantes (2,2)	10 mailles	13 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 31.
457/14	1 plante ayant 10 mailles à 3 cosses et 5 mailles à 4 cosses	74 mailles pour 21 plantes (3,5)	7 mailles	21 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 21. 1 plante ayant des mailles à 4 cosses sur 21.
458/14	1 plante ayant 1 maille à 3 cosses, 4 mailles à 4 cosses et 1 maille à 5 cosses	61 mailles pour 15 plantes (4,0)	10 mailles	14 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 15. 2 plantes ayant des mailles à 4 cosses sur 15.
459/14	1 plante ayant 5 mailles à 4 cosses	48 mailles pour 16 plantes (3,0)	6 mailles	16 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 16. (pas de mailles à 4 cosses).
460/14	1 plante ayant 7 mailles à 4 cosses et 1 maille à 5 cosses	46 mailles pour 17 plantes (2,7)	8 mailles	15 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 17. (pas de mailles à 4 cosses).
461/14	1 plante ayant 4 mailles à 4 cosses et 2 mailles à 5 cosses	23 mailles pour 10 plantes (2,3)	6 mailles	7 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 10. (pas de mailles à 4 cosses).
462/14	1 plante ayant 2 mailles à 4 cosses et 1 maille à 5 cosses	61 mailles pour 20 plantes (3,0)	7 mailles	17 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 20. 1 plante ayant des mailles à 4 cosses sur 20.

À TROIS COSSES" ET DU CARACTÈRE „POIS CHENILLE”.

*Pois Reva à 4 cosses (suite).*

Numéros.	Caractéristiques de la plante mère.	Nombre de mailles produites ayant 3 cosses et plus	Chiffre le plus élevé de mailles à 3 cosses par plante	Résultats et Observations diverses.
463 14	1 plante ayant 1 maille à 4 cosses	53 mailles pour 17 plantes (3,1)	6 mailles	17 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 17. 1 plante ayant des mailles à 4 cosses sur 17.
464 14	1 plante ayant 1 maille à 4 cosses	29 mailles pour 17 plantes (1,7)	3 mailles	15 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 17. 1 plante ayant des mailles à 4 cosses sur 17.
333 17	1 plante ayant 3 mailles à 3 cosses et 1 maille à 4 cosses	41 mailles pour 33 plantes (1,2)	3 mailles	24 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 33. 2 plantes ayant des mailles à 4 cosses sur 33.
334 17	1 plante ayant 3 mailles à 3 cosses et 1 maille à 4 cosses	25 mailles pour 40 plantes (0,6)	4 mailles	15 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 40. 5 plantes ayant des mailles à 4 cosses sur 40.
335 17	1 plante ayant 7 mailles à 3 cosses et 2 mailles à 4 cosses	57 mailles pour 47 plantes (1,2)	4 mailles	36 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 47. 5 plantes ayant des mailles à 4 cosses sur 47.
336 17	1 plante ayant 5 mailles à 3 cosses et 1 maille à 4 cosses	21 mailles pour 30 plantes (0,7)	3 mailles	16 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 30. (pas de 4 cosses).
337 17	1 plante ayant 4 mailles à 3 cosses et 2 mailles à 4 cosses	18 mailles pour 37 plantes (0,4)	5 mailles	13 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 37. 2 plantes ayant des mailles à 4 cosses sur 37

*Pois Reva à 4 cosses (suite).*

Numéros.	Caractéristiques de la plante mère.	Nombre de mailles produites ayant 3 cosses et plus.	Chiffre le plus élevé de mailles à 3 cosses par plante	Résultats et Observations diverses.
417/19	1 plante ayant 1 maille à 4 cosses	91 mailles pour 18 plantes (5,0)	10 mailles	18 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 18. 18 plantes ayant des mailles à 4 cosses sur 18. 10 plantes ayant des mailles à 5 cosses sur 18.
418/19	1 plante ayant 1 maille à 4 cosses et 2 mailles à 3 cosses	110 mailles pour 17 plantes (6,4)	13 mailles	17 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 17. 14 plantes ayant des mailles à 4 cosses sur 17 2 plantes ayant des mailles à 4 cosses sur 15.
419.19	1 plante ayant maille à 4 cosses et 1 maille 3 à cosses	77 mailles pour 9 plantes (8,5)	16 mailles	9 plantes ayant des mailles de 3 cosses sur 9. 6 plantes ayant des mailles à 4 cosses sur 9 1 plantes ayant des mailles à 5 cosses sur 9.
420 19	1 plante ayant 1 maille à 4 cosses	78 mailles pour 12 plantes (6,5)	14 mailles	12 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 12. 12 plantes ayant des mailles à 4 cosses sur 12. 6 plantes ayant des mailles à 5 cosses sur 12.
422/19	1 plante ayant 2 mailles à 4 cosses et 1 mailles à 3 cosses	78 mailles pour 7 plantes (11,1)	18 mailles	7 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 7. 7 plantes ayant des mailles à 4 cosses sur 7. 1 plante ayant des mailles à 5 cosses sur 7.

*Pois Reva à 4 cosses (suite).*

Numéros.	Caractéristiques de la plante mère.	Nombre de mailles produites ayant 3 cosses et plus.	Chiffre le plus élevé de mailles à 3 cosses par plante	Résultats et Observations diverses.
423/19	1 plante ayant 1 maille à 4 cosses et 3 mailles à 3 cosses.	95 mailles pour 15 plantes (6,3)	12 mailles	15 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 15. 12 plantes ayant des mailles à 4 cosses sur 15. 1 plante ayant des mailles à 5 cosses sur 15.
424 19	1 plante ayant 3 mailles à 3 cosses	124 mailles pour 11 plantes (11,2)	22 mailles	11 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 11. 8 plantes ayant des mailles à 4 cosses sur 11.
425 19	1 plante ayant 1 maille à 4 cosses et 4 mailles à 3 cosses	96 mailles pour 12 plantes (8,0)	21 mailles	12 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 12. 12 plantes ayant des mailles à 4 cosses sur 12. 1 plantes ayant des mailles à 5 cosses sur 12.
426 19	1 plante ayant 1 maille à 4 cosses et 1 maille à 3 cosses.	101 mailles pour 12 plantes (8,4)	16 mailles	12 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 12. 10 plantes ayant des mailles à 4 cosses sur 12. 1 plante ayant des mailles à 5 cosses sur 12.
535 20	1 plante ayant 3 mailles à 3 cosses, 1 maille à 4 cosses 1 maille à 5 cosses.	89 mailles pour 15 plantes (5,9)	10 mailles	14 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 15. 12 plantes ayant des mailles à 4 cosses sur 15. 5 plantes ayant des mailles à 5 cosses sur 15.
536 20	1 plante ayant 5 mailles à 3 cosses, 2 mailles à 4 cosses et 1 maille à 5 cosses	100 mailles pour 15 plantes (6,6)	7 mailles	15 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 15. 9 plantes ayant des mailles à 4 cosses sur 15. 3 plantes ayant des mailles à 5 cosses sur 15. 1 plante ayant des mailles à 6 cosses sur 15.

*Pois Reva à 4 cosses (suite).*

Numéros.	Caractéristiques de la plante mère.	Nombre de mailles produites ayant 3 cosses et plus.	Chiffre le plus élevé de mailles à 3 cosses par plante.	Résultats et Observations diverses.
537/20	1 plante ayant 6 mailles à 3 cosses, 7 mailles à 4 cosses et 3 mailles à 5 cosses	77 mailles pour 12 plantes (6,4)	12 mailles	12 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 12. 10 plantes ayant des mailles à 4 cosses sur 12. 1 plante ayant des mailles à 5 cosses sur 12.
538/20	1 plante ayant 1 maille à 3 cosses, 3 mailles à 4 cosses et 3 mailles à 5 cosses	61 mailles pour 12 plantes (5,0)	9 mailles	12 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 12. 11 plantes ayant des mailles à 4 cosses sur 12. 6 plantes ayant des mailles à 5 cosses sur 12.
539/20	1 plante ayant 13 mailles à 3 cosses et 3 mailles à 4 cosses	83 mailles pour 16 plantes (5,1)	12 mailles	16 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 16. 9 plantes ayant des mailles à 4 cosses sur 16. 1 plante ayant des mailles à 6 cosses sur 16.
540/20	1 plante ayant 7 mailles à 3 cosses, 8 mailles à 4 cosses et 1 maille à 5 cosses	82 mailles pour 17 plantes (4,8)	10 mailles	17 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 17. 9 plantes ayant des mailles à 4 cosses sur 17. 5 plantes ayant des mailles à 5 cosses sur 17.
343/21	1 plante ayant 5 mailles à 3 cosses, 2 mailles à 4 cosses et 3 mailles à 5 cosses	54 mailles pour 14 plantes (3,8)	6 mailles	14 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 14. 1 plante ayant des mailles à 4 cosses sur 14.

*Pois Reva à 4 cosSES.*

Numéros.	Caractéristiques de la plante mère.	Nombre de mailles produites ayant 3 cosSES et plus.	Chiffre le plus élevé de mailles à 3 cosSES par plante	Résultats et Observations diverses
344/21	1 plante ayant 4 mailles à 3 cosSES, 1 maille à 4 cosSES et 1 maille à 6 cosSES	41 mailles pour 16 plantes (2,5)	6 mailles	15 plantes ayant des mailles à 3 cosSES sur 16. 3 plantes ayant des mailles à 4 cosSES sur 16.
345 21	1 plante ayant 4 mailles à 3 cosSES, 1 maille à 4 cosSES et 2 mailles à 5 cosSES	50 mailles pour 17 plantes (2,9)	5 mailles	15 plantes ayant des mailles à 3 cosSES sur 17. 6 plantes ayant des mailles à 4 cosSES sur 17.
346 21	1 plante ayant 5 mailles à 3 cosSES, 1 maille à 4 cosSES et 1 maille à 6 cosSES	51 mailles pour 18 plantes (2,8)	5 mailles	18 plantes ayant des mailles à 3 cosSES sur 18. 7 plantes ayant des mailles à 4 cosSES sur 18.

*Pois Acacia × Reva 4 cosSES.*

Dans ce croisement, le caractère „trois cosSES” a été associé au caractère „feuillage sans vrille (acacia).”

Il paraît être moins accentué que chez le parent „Reva à 4 cosSES”

Numéros.	Caractéristiques de la plante mère	Nombre de mailles produites ayant 3 cosSES et plus.	Chiffre le plus élevé de mailles à 3 cosSES par plante	Résultats et Observations diverses
682 14	1 plante à vrilles aplaties (hétérozygote d'Acacia) ayant 3 cosSES A. grains ronds	114 mailles pour 18 plantes (6,3)	14 mailles	18 plantes ayant des mailles à 3 cosSES sur 18. 10 plantes ayant des mailles à 4 cosSES sur 18. { Vrilles normales : 4. { Vrilles aplaties : 14.
682 14	B. grains ridés	10 mailles pour 6 plantes (1,6)	3 mailles	5 plantes ayant des mailles à 3 cosSES sur 6. (Acacia).

*Pois Acacia* × *Reva 4 cosses* (suite).

Numéros.	Caractéristiques de la plante mère	Nombre de mailles produites ayant 3 cosses et plus.	Chiffre le plus élevé de mailles à 3 cosses par plante.	Résultats et Observations diverses.
683/14	1 plante acacia (grains ridés) pas de 3 cosses	8 mailles pour 9 plantes (0,8)	7 mailles	2 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 9. (Acacia).
684/14	1 plante acacia (grains ridés) 1 maille ayant 3 cosses	31 mailles pour 16 plantes (1,9)	4 mailles	13 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 16. (Acacia).
685/14	1 plante à vrilles normales ayant 1 maille à 4 cosses A. grains ronds	33 mailles pour 19 plantes (1,7)	8 mailles	13 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 19. (Vrilles normales).
	B. grains ridés	31 mailles pour 19 plantes (3,4)	5 mailles	9 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 9. (Vrilles normales).
686/14	1 plante à vrilles aplaties (heterozygote d'acacia), pas de 3 cosses A. grains ronds	12 mailles pour 19 plantes (0,6)	3 mailles	7 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 19. { Vrilles normales 8. Vrilles aplaties 10. Acacia 1.
	B. grains ridés	1 maille pour 9 plantes (0,1)	1 maille	1 plante ayant des mailles à 3 cosses sur 9. (Acacia).
687/14	1 plante acacia (grains ridés) (pas de 3 cosses)	pas de mailles à 3 cosses	—	pas de 3 cosses sur 16 plantes. (Acacia).
384/17	1 plante acacia ayant 1 maille à 3 cosses et 1 maille à 4 cosses	5 mailles pour 12 plantes (0,4)	2 mailles	4 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 12. 1 plante ayant des mailles à 4 cosses sur 12. (Acacia).

*Pois Acacia* × *Reva 4 cosses* (suite).

Numéros.	Caractéristiques de la plante mère.	Nombre de mailles produites ayant 3 cosses et plus.	Chiffre le plus élevé mailles à 3 cosses par plante.	Résultats et Observations diverses.
385/17	1 plante acacia ayant 7 mailles à 3 cosses	3 mailles pour 21 plantes (0,1)	2 mailles	2 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 21. 1 plante ayant des mailles à 4 cosses sur 21. (Acacia.)
386/17	1 plante acacia ayant 4 mailles à 3 cosses	1 maille pour 38 plantes (0,02)	1 maille	1 plante ayant 1 maille à 3 cosses sur 38. (Acacia.)
427/19	1 plante acacia ayant 1 maille à 3 cosses	34 mailles pour 10 plantes (3,4)	5 mailles	10 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 10. (pas de 4 cosses). (Acacia.)
428/19	1 plante acacia ayant 2 mailles à 3 cosses	17 mailles pour 8 plantes (2,1)	7 mailles	5 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 8. (pas de 4 cosses). (Acacia.)
429/19	1 plante acacia ayant 1 maille à 4 cosses	46 mailles pour 10 plantes (4,6)	14 mailles	8 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 10. 1 plante ayant des mailles à 4 cosses sur 10. (Acacia.)
430/19	1 plante acacia ayant 1 maille à 3 cosses et 1 maille à 4 cosses	61 mailles pour 10 plantes (6,1)	21 mailles	8 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 10. 5 plantes ayant des mailles à 4 cosses sur 10. (Acacia.)
431/19	1 plante acacia ayant 1 maille à 3 cosses	25 mailles pour 6 plantes (4,1)	14 mailles	5 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 6. (pas de 4 cosses). (Acacia.)



*Pois Acacia* × *Reva 4 cosses.* (suite)

Numéros.	Caractéristiques de la plante mère.	Nombre de mailles produites ayant 3 cosses et plus.	Chiffre le plus élevé mailles à 3 cosses par plante.	Résultats et Observations diverses.
541/20	1 plante acacia ayant 5 mailles à 3 cosses	13 mailles pour 14 plantes (0,9)	3 mailles	6 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 14. (pas de 4 cosses). (Acacia).
542/20	1 plante acacia ayant 3 mailles à 3 cosses et 1 maille à 4 cosses	28 mailles pour 13 plantes (2,1)	8 mailles	9 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 13. 4 plantes ayant des mailles à 4 cosses sur 13. (Acacia).
543/20	1 plante acacia ayant 15 mailles à 3 cosses et 6 mailles à 4 cosses	22 mailles pour 10 plantes (2,2)	5 mailles	7 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 10. (pas de 4 cosses).
348/21	1 plante acacia ayant 3 mailles à 3 cosses.	11 mailles pour 12 plantes (0,9)	3 mailles	7 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 12.
349/21	1 plante acacia ayant 4 mailles à 3 cosses.	36 mailles pour 18 plantes (2,0)	8 mailles	12 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 18.
350/21	1 plante acacia ayant 3 mailles à 3 cosses et 1 maille à 4 cosses.	32 mailles pour 18 plantes (1,7)	5 mailles	12 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 18 1 plante ayant des mailles à 4 cosses sur 13.
351/21	1 plante acacia ayant 6 mailles à 3 cosses et 2 mailles à 4 cosses.	35 mailles pour 22 plantes (1,5)	4 mailles	19 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 22. 1 plante ayant des mailles à 4 cosses sur 22.

## POIS REVA à 4 COSSES × POIS MAMCHON.

Dans ce croisement, le caractère „trois cosses” a été associé à la particularité que possède le Pois „Mamchon” 1) de commencer

1) Le Pois „Mamchon” est le résultat d'un croisement fait à Verrières

à fleurir et à fructifier dès la base (c'est-à-dire vers le 4<sup>me</sup> noeud) et de continuer ensuite jusqu'en haut. Le Pois „Reva à 4 cosses" fleurit en contraire très haut et par suite, tardivement.

Ce dernier caractère (floraison à la base et précoce) est également récessif et est apparu dans la seconde génération du croisement ainsi que le caractère „trois cosses".

Les deux particularités ont pu être réunies sur les mêmes plantes; et nous avons eu par suite, des plantes *nouant bas* et à *trois cosses*; mais chez presque toutes les premières mailles, qui sont bien à 3 et même à 4 et 5 fleurs, il n'y a à la récolte, qu'une ou deux cosses, par suite de l'avortement des fleurs. Souvent aussi, ces mailles sont terminées par des bractées au lieu de fleurs.

La proportion des „trois cosses" dans le tableau ci-dessus se trouve donc considérablement réduite de ce fait.

*Pois Reva à 4 cosses* × *Mamchon*.

Numéros.	Caractéristiques de la plante mère.	Nombre de mailles produites ayant 3 cosses et plus.	Chiffre le plus élevée mailles à 3 cosses par plante.	Résultats et Observations diverses.
736 14	1 plante <i>nouant haut</i> ayant 3 mailles à 3 cosses A grains ronds	6 mailles pour 17 plantes (0,3)	4 mailles	2 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 17 tout <i>nouant haut</i> .
	B. grains ridés	3 mailles pour 6 plantes (0,5)	1 maille	3 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 6 tout <i>nouant haut</i> .
737 14	1 plante <i>nouant bas</i> . (pas de 3 cosses) grain ridé	(pas de 3 cosses)	— 0 —	(pas de 3 cosses) 18 plantes <i>nouant bas</i> .
738 14	1 plante <i>nouant haut</i> avec des 3 cosses A. grains ronds	66 mailles pour 19 plantes (3,4)	6 mailles	18 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 19 (pas de 4 cosses.) tout <i>nouant haut</i> .

en 1894 entre le Pois „Ridé grand vert Mammoth" et le Pois „Commenchon". C'est un Pois à rames et à grain rond-blanc; les fleurs sont solitaires.

*Pois Reva à 4 cosses × Mamchon (suite).*

Numéros.	Caractéristiques de la plante mère.	Nombre de mailles produites ayant 3 cosses et plus.	Chiffre le plus élevé de mailles à 3 cosses par plante.	Résultats et Observations diverses.
	B. grains ridés	39 mailles pour 10 plantes (3,9)	6 mailles	10 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 10. 2 plantes ayant des mailles à 4 cosses sur 10 (tout nouant haut).
739/14	1 plante <i>nouant haut</i> avec des 3 cosses A. grains ronds	45 mailles pour 18 plantes (2,5)	7 mailles	Donne { 11 plantes <i>nouant haut</i> 7 " " <i>bas</i> . <i>Nouant haut</i> : 9 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 11 (le plus 7 mailles). <i>Nouant bas</i> : 3 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 7 (le plus 2 mailles).
	B. grains ridés	16 mailles pour 6 plantes (2,6)	5 mailles	Donne { 4 plantes <i>nouant haut</i> 2 " " <i>bas</i> . <i>Nouant haut</i> : 3 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 4 (le plus 5 mailles). <i>Nouant bas</i> : 1 plante ayant des mailles à 3 cosses sur 2 (5 mailles).
740/14	1 plante <i>nouant bas</i> (pas de 3 cosses) (grains ridés)	6 mailles pour 19 plantes (seulement) dans les plantes <i>nouant haut</i> (0,3)	3 mailles	Donne { 11 plantes <i>nouant haut</i> 8 " " <i>bas</i> . <i>Nouant haut</i> : 3 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 11. <i>Nouant bas</i> : pas de 3 cosses.
741/14	1 plante <i>nouant haut</i> (pas de 3 cosses) (grains ridés)	pas de 3 cosses	— 0 —	pas de 3 cosses { <i>Nouant haut</i> : 20 plantes. { <i>Nouant bas</i> : 4 plantes.
742/14	1 plante <i>nouant bas</i> (pas de 3 cosses) A. grains ronds	pas de 3 cosses	— 0 —	pas de 3 cosses { <i>Nouant haut</i> : 14 plantes. { <i>Nouant bas</i> : 5 plantes.

*Pois Reva à 4 cosses* × *Mamchon* (suite).

N <sup>os</sup> .	Caractéristiques de la plante mère.	Nombre de mailles produites ayant 3 cosses et plus.	Chiffre le plus élevé de mailles à 3 cosses par plante.	Résultats et Observations diverses
743/14	1 plante <i>nouant bas</i> (pas de 3 cosses) A. grains ronds	pas de 3 cosses	— 0 —	pas de 3 cosses 18 plantes tout <i>nouant bas</i> .
	B. grains ridés	pas de 3 cosses	— 0 —	pas de 3 cosses. 8 plantes tout <i>nouant bas</i> .
393/17	1 plante <i>nouant bas</i> pas de 3 cosses	—	—	21 plantes <i>nouant bas</i> (a donné des mailles à 3 et 4 fleurs en abondance, mais il n'est pas resté de 3 cosses à la maturité).
163-18	1 plante <i>nouant bas</i> (ayant eu des mailles à 3 et 4 fleurs)	23 mailles pour 20 plantes (1,1)	4 mailles	11 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 20. (plantes <i>nouant bas</i> ).
164/18	Mélange de plusieurs plantes <i>nouant bas</i> (ayant eu des mailles à 3 et 4 fleurs)	81 mailles pour 50 plantes (1,6)	7 mailles	36 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 50 (plantes <i>nouant bas</i> ).
432-19	1 plante <i>nouant bas</i> ayant 4 mailles à 3 cosses.	21 mailles pour 9 plantes (2,3)	5 mailles	8 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 9 (plantes <i>nouant bas</i> ), (Comme les années précédentes, la 3 <sup>e</sup> fleur avorte souvent; les mailles sont terminées par des bractées ou par des fleurs avortées).
433-19	1 plante <i>nouant bas</i> ayant 2 mailles à 3 cosses.	26 mailles pour 10 plantes (2,6)	4 mailles	9 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 10 tout <i>nouant bas</i> .
434/19	1 plante <i>nouant bas</i> ayant 7 mailles à 3 cosses.	13 mailles pour 10 plantes (1,3)	4 mailles	7 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 10 tout <i>nouant bas</i> .

*Pois Reva à 4 cosses × Mamchon (suite).*

Numéros	Caractéristiques de la plante mère.	Nombre de mailles produites ayant 3 cosses et plus.	Chiffre le plus élevée mailles à 3 cosses par plante.	Résultats et Observations diverses.
435/19	1 plante <i>nouant bas</i> ayant 7 mailles à 3 cosses	10 mailles pour 11 plantes (0,9)	3 mailles	7 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 11, tout <i>nouant bas</i> .
436/19	1 plante <i>nouant bas</i> ayant 2 mailles à 3 cosses	2 mailles pour 6 plantes (0,3)	2 mailles	1 plante ayant des mailles à 3 cosses sur 6, tout <i>nouant bas</i> .
544/20	1 plante <i>nouant bas</i> ayant 5 mailles à 3 cosses	14 mailles pour 12 plantes (1,1)	3 mailles	9 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 12, tout <i>nouant bas</i> (fleurit du 3 <sup>o</sup> au 6 <sup>o</sup> nœud).
545/20	1 plante <i>nouant bas</i> ayant 2 mailles à 3 cosses et 1 maille à 4 cosses	14 mailles pour 12 plantes (1,1)	4 mailles	6 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 12. 1 plante ayant des mailles à 4 cosses sur 12 tout <i>nouant bas</i> .
546/20	1 plante <i>nouant bas</i> ayant 3 mailles à 3 cosses.	6 mailles pour 6 plantes (1,0)	3 mailles	4 plantes ayant des mailles à 3 cosses sur 6, tout <i>nouant bas</i> .
352/21	1 plante <i>nouant bas</i> (3 <sup>o</sup> nœud) ayant 3 mailles à 3 cosses.	0 maille, 3 cosses (0,0)	— 0 —	— 0 — 10 plantes tout <i>nouant bas</i> .
353/21	1 plante <i>nouant bas</i> (4 <sup>o</sup> nœud) ayant 2 mailles à 3 cosses et 1 maille à 4 cosses.	1 maille pour 6 plantes (0,1)	1 maille.	1 plante ayant des mailles à 3 cosses sur 6 (tout <i>nouant bas</i> ).
354/21	1 plante <i>nouant bas</i> (4 <sup>o</sup> nœud) ayant 4 mailles à 3 cosses.	2 mailles pour 14 plantes (0,1)	2 mailles.	1 plante ayant des mailles à 3 cosses sur 14 (tout <i>nouant bas</i> ).
355/21	1 plante <i>nouant bas</i> (4 <sup>o</sup> nœud) ayant 3 mailles à 3 cosses.	pas de mailles à 3 cosses (0,0)	— 0 —	pas de mailles à 3 cosses 10 plantes, tout <i>nouant bas</i> .

Dans tous ces lots les différences observées nous paraissent être, uniquement, du domaine de la fluctuation; et nous ne pensons pas qu'on puisse, par exemple, séparer dans la même race, des formes riches en mailles à 3 et 4 cosses, et des formes pauvres; ce que nous avons obtenu autrefois à Verrières pour le caractère „épilletés surnuméraires" chez le Blé <sup>1)</sup>.

### CARACTÈRE „POIS CHENILLE".

Le caractère, chez le Pois, d'avoir les grains plus ou moins adhérents entre eux au moment de la maturité, qui fait que l'on a donné aux plantes qui le présentent le nom expressif de „Pois chenille" est un des plus curieux qui aient été rencontrés.

La plante originale, présentant ce caractère, avait été reçue, à Verrières en 1906, de M. Frommel, d'Avenches (Suisse); elle était à feuillage émeraude et à grain rond vert; l'adhérence était peu accentuée.

Dans les croisements qui furent faits, le caractère se montra de nature récessive et toujours corrélatif du caractère émeraude.

Nous donnons, ci-dessous le relevé des observations faites depuis 1914. Nous n'avons fait entrer en ligne de compte que les chenilles composées d'au moins 4 grains; et dans nos expériences, le maximum a été de 8 grains par „chenille".

*Pois „Chenille" (Croisement: Pois Momie × Chenille).*

Numéros.	Caractéristiques de la plante mère.	Nombre de chenilles de 4 grains et plus.	Chiffre le plus élevé de chenilles de 4 grains et plus par plante.	Résultats et Observations diverses.
543/14	plante faiblement chenillée, (grain rond vert)	29 chenilles sur 20 plantes (1,4)	4 chenilles	14 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 20. 6 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 20. 2 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 20.

1) Dans la même variété „Chiddam d'automne à épi blanc \ Gros bleu" nous avons pu séparer une race pauvre et une race riche à ce point de vue, et ne différant, apparemment l'une de l'autre que par ce seul caractère.

*Pois „Chenille” (Croisement: Pois Momie × chenille) (suite).*

Numéros.	Caractéristiques de la plante mère.	Nombre de chenilles de 4 grains et plus.	Chiffre le plus élevée chenilles de 4 grains et plus par plante.	Résultats et Observations diverses.
544/14	plante faiblement chenillée, (grain rond vert)	6 chenilles sur 6 plantes (1,0)	3 chenilles	3 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 6. 2 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 6. 1 plante avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 6.
545/14	plante sans chenilles (grain rond vert)	4 chenilles sur 13 plantes (0,3)	1 chenille	3 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 13 plantes pas de plantes avec chenilles de 5 grains. 2 plantes sans chenilles sur 6.
546/14	plante ayant 1 chenille de 4 grains (grain rond vert)	2 chenilles sur 18 plantes (0,1)	1 chenille	2 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 18. 1 plante avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 18. 4 plantes sans chenilles sur 18.
547/14	plante sans chenilles (grain rond vert)	16 chenilles sur 17 plantes (0,9)	5 chenilles	6 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 17. 6 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 17. 1 plante avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 17.
548/14	plante ayant une chenille de 4 grains (fleur pourpre, grain roux moucheté)	71 chenilles sur 18 plantes (3,9)	6 chenilles	18 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 18. 14 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 18. 9 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 18. 5 plantes avec chenilles de 7 grains et au-dessus sur 18.

*Pois „Chenille" (Croisement: Pois Momie × chenille) (suite).*

Numéros.	Caractéristiques de la plante mère.	Nombre de chenilles de 4 grains et plus.	Chiffre le plus élevé de chenilles de 4 grains et plus par plante.	Résultats et Observations diverses.
549/14	plantes sans chenilles (fleur pourpre, grain roux, moucheté)	13 chenilles sur 9 plantes (1,4)	5 chenilles	7 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 9. 5 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 9. 2 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 9.
550 14	plante ayant 1 chenille de 5 grains, 1 chenille de 3 grains (fleur rose, grain roux moucheté)	74 chenilles sur 20 plantes (3,7)	6 chenilles	19 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 20. 15 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 20. 12 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 20. 5 plantes avec chenilles de 7 grains et au-dessus sur 20. 2 plantes avec chenilles de 8 grains et au-dessus sur 20.
551 14	plante ayant une chenille de 3 grains (fleur blanche, grain rond blanc)	27 chenilles sur 12 plantes (2,2)	4 chenilles	10 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 12. 6 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 12. 1 plante avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 12.
552.14	plante ayant 3 chenilles de 4 grains, 1 chenille de 5 grains, 4 chenilles de 6 grains 4 chenilles de 7 grains (fleur pourpre, grain roux moucheté)	218 chenilles sur 18 plantes (12,1)	21 chenilles	18 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 18. 18 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 18. 17 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 18. 10 plantes avec chenilles de 7 grains et au-dessus sur 18. 6 plantes avec chenilles de 8 grains et au-dessus sur 18.



*Pois „Chenille” (Croisement: Pois Momie × chenille) (suite).*

Numéros.	Caractéristiques de la plante mère.	Nombre de chenilles de 4 grains et plus.	Chiffre le plus élevé de chenilles de 4 grains et plus par plante.	Résultats et Observations diverses.
553 14	plante peu chenillée (fleur rose, grain roux mou-cheté)	18 chenilles sur 20 plantes (0,9)	4 chenilles	10 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 20. 2 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 20. 1 plante avec chenilles de 7 grains et au-dessus sur 20.
554/14	plante sans chenilles (fleur rose, grain roux mou-cheté)	9 chenilles sur 17 plantes (0,5)	2 chenilles	7 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 17. 2 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 17 le reste peu chenillé.
555/14	plante peu chenillée (fleur rose, grain roux mou-cheté).	2 chenilles sur 10 plantes (0,2)	1 chenille	2 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 10. 1 plante avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 10. 2 plantes sans chenilles sur 10.
556, 14	plante peu chenillée (fleur rose, grain roux mou-cheté)	pas de chenilles de 4 grains sur 16 plantes	— 0 —	tout peu chenillé, sauf 1 plante avec tous les grains libres.
557, 14	plante ayant une chenille de 5 grains, 1 chenille de 4 grains (fleur blanche grain rond blanc)	117 chenilles sur 19 plantes (6,1)	13 chenilles	19 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 19. 17 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 19. 10 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 19. 4 plantes avec chenilles de 7 grains et au-dessus sur 19.

*Pois „Chenille" (Croisement: Pois Momie × chenille) (suite).*

Numéros.	Caractéristiques de la plante mère.	Nombre de chenilles de 4 grains et plus.	Chiffre le plus élevé de chenilles de 4 grains et plus par plante.	Résultats et Observations diverses
558, 14	plante ayant 1 chenille de 6 grains (fleur blanche grain rond blanc)	54 chenilles sur 16 plantes (4,0)	8 chenilles	15 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 16. 12 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 16. 6 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 16. 5 plantes avec chenilles de 7 grains et au-dessus sur 16. 2 plantes avec chenilles de 8 grains et au-dessus sur 16.
559 14	plante peu chenillée; (fleur blanche, grain rond blanc)	28 chenilles sur 15 plantes (1,8)	5 chenilles	12 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 15. 4 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 15. 4 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 15. 1 plante avec chenilles de 7 grains et au-dessus sur 15.
560 14	plante peu chenillée; (fleur blanche, grain rond blanc)	7 chenilles sur 19 plantes (0,3)	2 chenilles	6 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 19. 1 plante avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 19 le reste peu chenillé
561, 14	plante avec 1 chenille de 9 grains (fleur blanche, grain rond blanc)	157 chenilles sur 18 plantes (8,7)	21 chenilles	18 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 18. 16 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 18. 15 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 18. 11 plantes avec chenilles de 7 grains et au-dessus sur 18. 6 plantes avec chenilles de 8 grains et au-dessus sur 18.

*Pois „Chenille” (Croisement: Pois Momie × chenille) (suite).*

Numéros.	Caractéristiques de la plante mère.	Nombre de chenilles de 4 grains et plus.	Chiffre le plus élevé de chenilles de 4 grains et plus par plante.	Résultats et Observations diverses
562/14	plante avec une chenille de 5 grains et une chenille de 4 grains; (fleur blanche, grain rond blanc)	177 chenilles sur 20 plantes (8,8)	18 chenilles	20 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 20. 19 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 20. 11 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 20. 7 plantes avec chenilles de 7 grains et au-dessus sur 20. 1 plante avec chenilles de 8 grains et au-dessus sur 20.
563/14	plante peu chenillée; (fleur blanche, grain rond blanc)	17 chenilles sur 19 plantes (0,8)	2 chenilles	12 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 19. 6 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 19. 2 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 19 le reste peu chenillé.
564/14	plante peu chenillée; (fleur blanche, grain rond blanc)	13 chenilles sur 19 plantes (0,6)	4 chenilles	9 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 19. 4 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 19. 1 plante sans chenilles le reste peu chenillé.
565/14	plante sans chenilles; fleur blanche, grain rond blanc.	10 chenilles sur 19 plantes (0,5)	4 chenilles	6 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 19. 4 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 19. 3 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 19. 1 plante sans chenilles le reste peu chenillé.

*Pois „Chenille" (Croisement: Pois Momie × chenille) (suite).*

Numéros.	Caractéristiques de la plante mère.	Nombre de chenilles de 4 grains et plus.	Chiffre le plus élevée chenilles de 4 grains et plus par plante.	Résultats et Observations diverses.
566/14	plante peu chenillée ; (fleur blanche, grain rond blanc)	28 chenilles sur 17 plantes (1,6)	5 chenilles	12 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 17. 6 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 17. 1 plante avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 17 le reste peu chenillé.
567 14	plante sans chenilles ; (fleur blanche, grain rond blanc)	9 chenilles sur 18 plantes (0,5)	2 chenilles	7 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 18. 4 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 18. 4 plantes sans chenilles le reste peu chenillé.
568 14	une plante sans chenilles (fleur blanche, feuillage glauque)	les 4 plantes émeraude ayant seulement donné des chenilles : 32 chenilles sur 4 plantes (8,0)	9 chenilles	Sur 18 plantes : { 14 glauques (sans chenilles) 4 émeraudes dont : 4 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 4. 3 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 4. 3 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 4.
569/14	une plantes sans chenilles, (fleur blanche, feuillage glauque)	les 7 plantes émeraudes ayant seulement donné des chenilles: 66 chenilles sur 7 plantes (9,4)	22 chenilles	Sur 19 plantes : { 12 glauques (sans chenilles) 7 émeraudes dont : 7 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 7. 6 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 7. 1 plante avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 7.

*Pois „Chenille” (Croisement: Pois Momie × chenille) (suite).*

Numéros.	Caractéristiques de la plante mère.	Nombre de chenilles de 4 grains et plus.	Chiffre le plus élevé de chenilles de 4 grains et plus par plante.	Résultats et Observations diverses.
570/14	une plante sans chenilles (fleur blanche, feuillage glauque)	les 4 plantes émeraudes ayant seulement donné des chenilles: 41 chenilles sur 4 plantes (10,2)	13 chenilles	Sur 17 plantes : { 13 glauques (sans chenilles) { 4 émeraudes dont : 4 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 4 4 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 4 2 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 4.
571/14	une plante à fleur rose peu chenillée grain roux moucheté	5 chenilles sur 19 plantes (0,2)	2 chenilles	3 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 19. 1 plante avec chenille de 6 grains et au-dessus sur 19. 4 plantes sans chenilles.
572/14	plante à fleur rose, ayant une chenille de 4 grains, (grain roux moucheté)	25 chenilles sur 20 plantes (1,4)	5 chenilles	14 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 20. 8 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 20.
573/14	plante à fleur rose peu chenillée (grain roux moucheté)	17 chenilles sur 18 plantes (0,9)	3 chenilles	10 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 18. 7 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 18. 1 plante avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 18. 1 plante avec chenilles de 7 grains et au-dessus sur 18.
574/14	plante ayant 4 chenilles de 4 grains; fleur pourpre, grain roux moucheté	119 chenilles sur 17 plantes (7,0)	16 chenilles	17 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 17. 17 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 17. 11 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 17. 1 plante avec chenilles de 7 grains et au-dessus sur 17.

*Pois „Chenille" (Croisement: Pois Momie × chenille) (suite).*

Numéros.	Caractéristiques de la plante mère.	Nombre de chenilles de 4 grains et plus.	Chiffre le plus élevé de chenilles de 4 grains et plus par plante.	Résultats et Observations diverses.
575 14	plante ayant 1 chenille de 4 grains; fleur pourpre, grain roux moucheté	94 chenilles sur 18 plantes (5,2)	13 chenilles	18 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 18. 13 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 18. 9 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 18. 1 plante avec chenilles de 7 grains et au-dessus sur 18. 1 plante avec chenilles de 8 grains et au-dessus sur 18.
576 14	une plante ayant 1 chenille de 4 grains, 3 chenilles de 5 grains, 2 chenilles de 6 grains (fleur pourpre, grain roux moucheté)	103 chenilles sur 17 plantes (6,0)	13 chenilles	17 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 17. 14 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 17. 9 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 17. 1 plante avec chenilles de 8 grains et au-dessus sur 17.
577 14	une plante ayant 3 chenilles de 4 grains; fleur pourpre, grain roux moucheté	130 chenilles sur 20 plantes (6,5)	12 chenilles	20 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 20. 15 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 20. 8 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 20. 1 plante avec chenilles de 7 grains et au-dessus sur 20.
578 14	une plante ayant 1 chenille de 5 grains; fleur pourpre, grain roux moucheté	162 chenilles sur 15 plantes (10,8)	19 chenilles	15 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 15. 15 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 15. 15 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 15. 7 plantes avec chenilles de 7 grains et au-dessus sur 15. 2 plantes avec chenilles de 8 grains et au-dessus sur 15.

*Pois „Chenille” (Croisement: Pois Momie × chenille) (suite).*

Numéros.	Caractéristiques de la plante mère.	Nombre de chenilles de 4 grains et plus.	Chiffre le plus élevé de chenilles de 4 grains et plus par plante.	Résultats et Observations diverses.
579/14	une plante peu chenillée fleur pourpre, grain roux moucheté	103 chenilles sur 18 plantes (5,7)	11 chenilles	17 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 18. 16 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 18. 12 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 18. 8 plantes avec chenilles de 7 grains et au-dessus sur 18. 1 plante avec chenilles de 8 grains et au-dessus sur 18.
580/14	une plante ayant 1 chenille de 5 grains, 2 chenilles de 4 grains; fleur pourpre, grain roux moucheté	115 chenilles sur 20 plantes (5,7)	10 chenilles	20 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 20. 17 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 20. 13 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 20. 7 plantes avec chenilles de 7 grains et au-dessus sur 20 1 plante avec chenilles de 8 grains et au-dessus sur 20.
581/14	une plante ayant 1 chenille de 4 grains, 2 chenilles de 5 grains, 1 chenille de 7 grains; (fleur pourpre, grain roux moucheté)	121 chenilles sur 20 plantes (6,0)	13 chenilles	19 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 20. 18 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 20. 10 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 20. 7 plantes avec chenilles de 7 grains et au-dessus sur 20. 2 plantes avec chenilles de 8 grains et au-dessus sur 20.
582/14	une plante peu chenillée; (fleur pourpre, grain roux moucheté).	49 chenilles sur 10 plantes (4,9)	7 chenilles	10 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 10. 9 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 10. 7 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 10. 5 plantes avec chenilles de 7 grains et au-dessus sur 10. 1 plante avec chenilles de 8 grains et au-dessus sur 10.

*Pois „Chenille" (Croisement: Pois Momie × chenille) (suite).*

Numéros.	Caractéristiques de la plante mère.	Nombre de chenilles de 4 grains et plus.	Chiffre le plus élevée chenilles de 4 grains et plus par plante.	Résultats et Observations diverses.
583/14	une plante sans chenilles; (fleurs blanches, grain rond blanc)	1 chenille sur 11 plantes (0,09)	1 chenille	1 plante avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 11 le reste peu chenillée (chenilles de 2 grains).
584/14	une plante peu chenillée; (fleurs blanches, grain rond blanc)	20 chenilles sur 12 plantes (1,6)	6 chenilles	7 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 12. 5 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 12. 3 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 12.
585/14	une plante peu chenillée; (fleurs blanches; grain rond blanc).	46 chenilles sur 18 plantes (2,5)	6 chenilles	15 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 18. 7 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 18. 6 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 18. 2 plantes avec chenilles de 7 grains et au-dessus sur 18.
586/14	une plante peu chenillée; (fleurs blanches, grain rond blanc).	84 chenilles sur 19 plantes (4,4)	12 chenilles	18 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 19. 17 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 19. 11 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 19. 4 plantes avec chenilles de 7 grains et au-dessus sur 19; 1 plante avec chenilles de 8 grains et au-dessus sur 19.
587/14	une plante sans chenilles; (fleurs blanches, grain rond blanc)	9 chenilles sur 19 plantes (0,4)	5 chenilles	4 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 19. 3 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 19. 1 plante avec chenille de 7 grains et au-dessus sur 19 et 13 plantes sans chenilles.



*Pois „Chenille” (Croisement: Pois Momie × chenille) (suite).*

Numéros.	Caractéristiques de la plante mère	Nombre de chenilles de 4 grains et plus	Chiffre le plus élevé de chenilles de 4 grains et plus par plante.	Résultats et Observations diverses
588/14	1 plante sans chenilles; fleurs blanches, <i>feuillage émeraude</i>	pas de chenilles	—	20 plantes à <i>feuillage émeraude</i> , sans chenilles.
589/14	1 plante sans chenilles; fleurs blanches, <i>feuillage glauque</i>	pas de chenilles	—	15 plantes à <i>feuillage glauque</i> , sans chenilles.
590/14	1 plante sans chenilles; fleurs blanches, <i>feuillage glauque</i>	pas de chenilles	—	20 plantes à <i>feuillage glauque</i> , sans chenilles.
591/14	1 plante sans chenilles; <i>feuillage émeraude</i> , fleurs blanches, grain rond blanc	2 chenilles sur 18 plantes (0,1)	1 chenille	2 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 18. 1 plante sans chenilles; le reste peu chenillé.
592/14	une plante ayant 1 chenille de 8 (fleur blanche grain rond blanc)	111 chenilles sur 12 plantes (9,2)	14 chenilles	12 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 12. 12 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 12. 8 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 12. 3 plantes avec chenilles de 7 grains et au-dessus sur 12. 1 plante avec chenilles de 8 grains et au-dessus sur 12.
593/14	1 plante ayant 6 chenilles de 4 grains, 1 chenille de 5 grains (fleurs blanches, grain rond blanc)	140 chenilles sur 20 plantes (7,0)	13 chenilles	20 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 20. 19 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 20. 9 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 20. 6 plantes avec chenilles de 7 grains et au-dessus sur 20.

*Pois „Chenille (Croisement: Pois Momie × Chenille) (suite).*

Numéros	Caractéristiques de la plante mère.	Nombre de chenilles de 4 grains et plus.	Chiffre le plus élevé de chenilles de 4 grains et plus par plante.	Résultats et Observations diverses.
594:14	1 plante ayant 1 chenille de 4 grains, 1 chenille de 8 grains (fleurs blanches, grain rond blanc)	128 chenilles sur 17 plantes (7,5)	15 chenilles	17 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 17. 16 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 17. 10 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 17. 5 plantes avec chenilles de 7 grains et au-dessus sur 17.
595:14	1 plante ayant, une chenille de 4 grains, (fleurs blanches, grain rond blanc)	71 chenilles sur 9 plantes (7,8)	24 chenilles	9 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 9. 7 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 9. 6 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 9. 1 plante avec chenille de 7 grains et au-dessus sur 9.
596:14	1 plante sans chenilles; (fleurs blanches, grain rond blanc)	10 chenilles sur 17 plantes (0,5)	3 chenilles	6 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 17. 1 plante avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 17. 3 plantes sans chenilles; le reste peu chenillé.
366:17	1 plante très chenillée (grain rond vert)	—	—	20 plantes très chenillées.
368:17	1 plante ayant 2 chenilles de 4 grains, 1 chenille de 5 grains, (fleur pourpre, grain roux mou-cheté).	8 chenilles sur 24 plantes (0,3)	2 chenilles	6 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 24. 3 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 24.

*Pois „Chenille” (Croisement: Pois Momie × chenille) (suite).*

Numéros.	Caractéristiques de la plante mère.	Nombre de chenilles de 4 grains et plus.	Chiffre le plus élevé de chenilles de 4 grains et plus par plante	Résultats et Observations diverses.
369/17	1 plante ayant 2 chenilles de 4 grains, 3 chenilles de 5 grains, 5 chenilles de 6 grains, 2 chenilles de 7 grains, 1 chenille de 8 grains (fleurs pourpre, grain roux moucheté)	9 chenilles sur 8 plantes (1,1)	3 chenilles	6 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 8. 5 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 8. 3 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 8.
370/17	1 plante ayant 2 chenilles de 4 grains, 1 chenille de 6 grains, 1 chenille de 7 grains (fleurs roses, grain roux moucheté)	2 chenilles sur 21 plantes (0,09)	1 chenille	2 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 21. 8 plantes sans chenilles; le reste peu chenillé.
371/17	1 plante ayant 2 chenilles de 4 grains, 5 chenilles de 5 grains, 3 chenilles de 6 grains, 1 chenille de 7 grains, 1 chenille de 8 grains (fleurs blanches, grain rond blanc)	64 chenilles sur 23 plantes (2,7)	10 chenilles	20 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 23. 15 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 23. 10 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 23. 3 plantes avec chenilles de 7 grains et au-dessus sur 23. 1 plante avec chenille de 8 grains et au-dessus sur 23.
372/17	1 plante ayant 1 chenille de 4 grains, 3 chenilles de 5 grains, 1 chenille de 6 grains, (fleurs pourpres, grain roux moucheté)	22 chenilles sur 12 plantes (1,8)	5 chenilles	10 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 12. 9 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 12. 4 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 12. 3 plantes avec chenilles de 7 grains et au-dessus sur 12.

*Pois „Chenille" (Croisement: Pois Momie × chenille) (suite).*

Numéros.	Caractéristiques de la plante mère.	Nombre de chenilles de 4 grains et plus.	Chiffre le plus élevé de chenilles de 4 grains et plus par plante.	Résultats et Observations diverses.
489, 19	1 plante très chenillée (grain rond vert, fleurs blanches)	42 chenilles sur 8 plantes (5,2)	7 chenilles	8 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 8. 7 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 8. 6 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 8. 5 plantes avec chenilles de 7 grains et au-dessus sur 8. 3 plantes avec chenilles de 8 grains et au-dessus sur 8.
490 19	1 plante ayant 2 chenilles à 6 grains, (fleurs pourpres, grain roux moucheté)	14 chenilles sur 4 plantes (3,4)	9 chenilles	3 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 4. 3 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 4. 3 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 4. 1 plante avec chenilles de 7 grains et au-dessus sur 4.
491/19	1 plante ayant 2 chenilles de 3 grains (fleurs roses, grain roux moucheté)	pas de chenilles de 4 grains et au-dessus	—	4 plantes peu chenillées.
492, 19	1 plante ayant 4 chenilles de 4 grains, 4 chenilles de 5 grains, 1 chenille de 6 grains, 1 chenille de 7 grains; (fleurs blanches, grain rond blanc)	55 chenilles sur 7 plantes (7,8)	11 chenilles	7 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 7. 7 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 7. 6 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 7. 4 plantes avec chenilles de 7 grains et au-dessus sur 7. 3 plantes avec chenilles de 8 grains et au-dessus sur 7.

*Pois „Chenille” (Croisement: Pois Momie × chenille) (suite).*

Numéros.	Caractéristiques de la plante mère.	Nombre de chenilles de 4 grains et plus.	Chiffre le plus élevé de chenilles de 4 grains et plus par plante.	Résultats et Observations diverses.
493/19	1 plante ayant 1 chenille de 7 grains, 1 chenille de 6 grains et 1 chenille de 3 grains; (fleurs pourpres, grain roux moucheté)	30 chenilles sur 7 plantes (4,2)	5 chenilles	6 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 7. 5 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 7. 5 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 7. 1 plante avec chenilles de 7 grains et au-dessus sur 7.
570/20	1 plante ayant 1 chenille à 4 grains, 1 chenille à 5 grains, 2 chenilles à 6 grains, 1 chenille à 7 grains, 2 chenilles à 8 grains (fleurs blanche, grain rond vert)	33 chenilles sur 10 plantes (3,3)	7 chenilles	10 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 10. 5 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 10. 3 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 10. 2 plantes avec chenilles de 7 grains et au-dessus sur 10.
571/20	1 plante ayant 1 chenille à 6 grains (fleurs pourpres, grain roux moucheté)	14 chenilles sur 7 plantes (2,0)	4 chenilles	5 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 7. 3 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 7.
572/20	1 plante ayant 3 chenilles à 3 grains (fleurs roses, grain roux moucheté)	1 chenille sur 5 plantes (0,2)	1 chenille	1 plante avec chenille de 4 grains sur 5.
573/20	1 plante ayant 1 chenille à 4 grains, 2 chenilles à 5 grains, 1 chenille à 6 grains, 1 chenille à 7 grains, 2 chenilles à 8 grains (fleurs blanches, grain rond blanc)	35 chenilles sur 10 plantes (3,5)	7 chenilles	9 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 10. 8 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 10. 6 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 10. 4 plantes avec chenilles de 7 grains et au-dessus sur 10.

*Pois „Chenille” (Croisement: Pois Momie × Chenille) (suite).*

Numéros.	Caractéristiques de la plante mère	Nombre de chenilles de 4 grains et plus	Chiffre le plus élevé de chenilles de 4 grains et plus par plante.	Résultats et Observations diverses.
574 20	1 plante ayant 1 chenille à 4 grains, 1 chenille à 5 grains, 1 chenille à 6 grains, 2 chenilles à 7 grains (fleurs pourpres, grain roux moucheté)	61 chenilles sur 9 plantes (6,5)	9 chenilles	9 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 9. 9 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 9. 7 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 9. 2 plantes avec chenilles de 7 grains et au-dessus sur 9. 1 plante avec chenilles de 8 grains et au-dessus sur 9.
381 21	1 plante ayant 1 chenille à 4 grains, 1 chenille à 5 grains, 1 chenille à 6 grains, 3 chenilles à 7 grains (fleurs blanches grain rond vert.)	33 chenilles sur 10 plantes (3,3)	7 chenilles	10 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 10. 8 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 10. 8 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 10. 3 plantes avec chenilles de 7 grains et au-dessus sur 10. 1 plante avec chenilles de 8 grains et au-dessus sur 10.
382 21	1 plante ayant 2 chenilles à 4 grains, 2 chenilles à 5 grains (fleurs pourpres, grain roux moucheté)	5 chenilles sur 8 plantes (0,6)	1 chenille	5 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 8. 1 plante sans chenilles le reste peu chenillé.
383 21	1 plante ayant une chenille à 4 grains, (fleurs roses, grain roux moucheté)	2 chenilles sur 10 plantes (0,1)	1 chenille	1 plante avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 10. 1 plante avec chenille de 5 grains et au-dessus sur 10. 7 plantes sans chenilles.
384 21	1 plante ayant 2 chenilles à 4 grains, 2 chenilles à 6 grains, 2 chenilles à 7 grains (fleurs blanches grain rond blanc)	13 chenilles sur 9 plantes (1,4)	6 chenilles	5 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 9. 5 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 9. 1 plante avec chenilles de 7 grains et au-dessus sur 9 3 plantes sans chenilles.

*Pois Chenille (Croisement: Pois Momie × Chenille") (suite).*

Numéros.	Caractéristiques de la plante mère.	Nombre de chenilles de 4 grains et plus	Chiffre le plus élevé de chenilles de 4 grains et plus par plante.	Résultats et Observations diverses.
385/21	1 plante ayant 1 chenille de 5 grains, 5 chenilles de 6 grains	33 chenilles sur 10 plantes (2,3)	6 chenilles	8 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 10. 5 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 10. 5 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 10. 3 plantes avec chenilles de 7 grains et au-dessus sur 10. 2 plantes avec chenilles de 8 grains et au-dessus sur 10. 1 plante ayant tous les grains libres.

*Pois „Chenille" × Pois „Clamart elatius" (grain grenat).*

(Dans ce croisement on a cherché à associer au caractère „chenille", le coloris grenat du Pois elatius).

120 15	F <sub>1</sub> -4 plantes à feuillage glauque et fleurs pourpres, pas de „chenilles".			
121/15	F <sub>1</sub> -Croisement inverse (4 plantes-même résultat que ci-dessus).			
258 16	F <sub>2</sub> -5 plantes	feuillage glauque 4 } " émeraude 1 } 5 (la plante émeraude seule présente des chenilles).		
259 16	F <sub>2</sub> (mélange de 3 plantes de F <sub>1</sub> )	feuillage glauque 28 } " émeraude 6 } 34 plantes parmi les plantes à feuillage émeraude 2 présentent des „chenilles" et 4 en sont dépourvues.		
260 16	F <sub>2</sub> 27 plantes	feuillage glauque 20 } " émeraude 7 } 27 parmi les plantes à feuillage émeraude, 4 présentent des chenilles" et 3 en sont dépourvues.		
133A/18	F <sub>3</sub> (plante à feuillage glauque, fleur pourpre) grain roux moucheté sans „chenilles"	10 plantes	7 feuillage glauque sans „chenilles". 3 feuillage émeraude „chenilleés".	

*Pois „Chenille" × Pois „Clamart elatius" (grain grenat) (suite).*

133B 18	F <sub>3</sub> (plante à feuillage glauque, fleur pourpre grain grenat sans „chenilles")	9 plantes glauques grain grenat, non „chenillées".
134 18	F <sub>3</sub> (plante émeraude „chenillée" fleur pourpre, grain roux moucheté)	7 plantes à feuillage émeraude, plus ou moins „chenillées". 7 { 3 à grain grenat moucheté. 4 à grain roux moucheté.
135 18	F <sub>3</sub> (plante glauque fleur pourpre, grain roux moucheté non „chenillée")	6 plantes { 2 glauques sans chenilles. 4 émeraudes chenillées.
136 18	F <sub>3</sub> (plante glauque fleur pourpre, grain roux moucheté, non „chenillée")	5 plantes { 3 glauques sans chenilles. 2 émeraudes dont 1 plante „chenillée".
137 18	F <sub>3</sub> (plante glauque fleur pourpre, grain grenat, moucheté non „chenillée")	6 plantes glauques, grain grenat, non „chenillées".
138 18	F <sub>3</sub> (plante émeraude fleur pourpre, grain roux moucheté „chenillée")	10 plantes plus ou moins chenillées. { 6 à grain roux moucheté. { 4 à gr. grenat moucheté. (dont 1 à grains grenat avec quelques grains noirs (violet sur grenat) mais très faiblement chenillée).
139 18	F <sub>3</sub> (plante glauque, fleur pourpre, grain roux moucheté non chenillée)	4 plantes non chenillées. { 2 glauques, grain roux moucheté. { 2 émeraudes, grain grenat.
140 18	F <sub>3</sub> (plante émeraude fleur pourpre, grain roux moucheté non „chenillée)	9 plantes émeraudes, très faiblement chenillées. { 7 à grain roux moucheté. { 2 à grain grenat (dont 1 avec une forte proportion de grains noirs.)
141 18	F <sub>3</sub> (plante émeraude fleur pourpre, grain roux moucheté „chenillée")	6 plantes émeraudes. { 4 à grain roux moucheté plus ou moins „chenillées". { 2 à grain grenat moucheté (dont 1 faiblement „chenillée" et 1 très „chenillée")
142 18	F <sub>3</sub> (plante émeraude fleur pourpre grain roux moucheté „très chenillée")	10 plantes émeraudes grain roux moucheté très „chenillées".



*Pois Chenille × Clamart elatius (suite).*

Numéros.	Caractéristiques de la plante mère.	Nombre de chenilles de 4 grains et plus.	Chiffre le plus élevé de chenilles de 4 grains et plus par plante	Résultats et Observations diverses
494/19	1 plante à grain grenat, moucheté; fleurs pourpres, bien chenillée	24 chenilles sur 8 plantes (3,0)	6 chenilles	7 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 8. 5 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 8. 5 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 8. 1 plante avec chenilles de 7 grains et au-dessus sur 8.
495/19	1 plante, grain moucheté, fleurs pourpres, bien chenillée	56 chenilles sur 7 plantes (8,0)	15 chenilles	7 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 7. 6 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 7. 6 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 7. 4 plantes avec chenilles de 7 grains et au-dessus sur 7. 2 plantes avec chenilles de 8 grains et au-dessus sur 8.
496/19	1 plante à fleur pourpre, grain grenat moucheté avec forte proportion de grains noirs mais très faiblement chenillée	pas de chenilles à 4 grains, le tout très faiblement chenillé	—	14 plantes. 14 { 11 très faiblement chenillées 3 à grains tous libres (grains grenat, pas de grains noirs).
497/19	1 plante à fleurs pourpre, grain roux moucheté avec forte proportion de grains violets, mais très faiblement chenillée	42 chenilles sur 14 plantes (3,0)	7 chenilles	8 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 14. 8 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 14. 7 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 14. 5 plantes avec chenilles de 7 grains et au-dessus sur 14. 3 plantes sans chenilles (et des plantes (2) très faiblement chenillées.)

*Pois Chenille* × *Clamart elatius* (suite).

Numéros	Caractéristiques de la plante mère.	Nombre de chenilles de 4 grains et plus.	Chiffre le plus élevé de chenilles de 4 grains et plus par plante.	Résultats et Observations diverses.
575, 20	1 plante à grain grenat, fleurs pourpre, ayant 1 chenille de 4 grains, 2 chenilles de 5 grains, 2 chenilles de 6 grains, 1 chenille à 7 grains	37 chenilles sur 9 plantes (4,1)	5 chenilles	9 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 9. 7 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 9. 6 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 9. 3 plantes avec chenilles de 7 grains et au-dessus sur 9. 2 plantes avec chenilles de 8 grains et au-dessus sur 9.
576 20	1 plante à grain roux moucheté, fleurs pourpre, ayant 2 chenilles de 5 grains, 1 chenille de 6 grains, 4 chenilles de 7 grains, 1 chenille de 8 grains	37 chenilles sur 8 plantes (4,6)	8 chenilles	8 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 8. 6 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 8. 5 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 8. 2 plantes avec chenilles de 7 grains et au-dessus sur 8.
577 20	1 plante à fleurs pourpre, grain grenat moucheté, forte proportion de grains noirs; très faiblement chenillée	3 chenilles sur 12 plantes (0,2)	1 chenille	3 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 12. 1 plante avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 12 le reste très faiblement chenillée.
578, 20	1 plante à fleurs pourpres, grain roux moucheté, forte proportion de grains violets (faiblement chenillée)	15 chenilles sur 11 plantes (1,3)	4 chenilles	7 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 11. 4 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 11. 2 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 11.

*Pois Ghenille* × *Clamart elatius* (suite).

Numéros.	Caractéristiques de la plante mère	Nombre de chenilles de 4 grains et lus	Chiffre le plus élevé de chenilles de 4 grains et plus par plante.	Résultats et Observations diverses.
579/20	1 plante à fleurs pourpres, grain roux moucheté et quelques violets. 1 chenille de 4 grains, 1 chenille de 6 grains, 1 chenille de 7 grains	57 chenilles sur 12 plantes (4,7)	14 chenilles	10 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 12. 9 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 12. 6 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 12. 1 plante sans chenilles. 1 plante très faiblement chenillée.
386/21	1 plante à fleur pourpre, grain grenat, moucheté, ayant 4 chenilles de 4 grains, 1 chenille à 5 grains, 1 chenille à 6 grains, 2 chenilles à 8 grains	35 chenilles sur 10 plantes (2,5)	5 chenilles	9 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 10. 7 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 10. 5 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 10. 5 plantes avec chenilles de 7 grains et au-dessus sur 10. 3 plantes avec chenilles de 8 grains et au-dessus sur 10.
387/21	1 plante à fleurs pourpre, grain grenat, moucheté avec grains noirs ayant 1 chenille de 4 grains, 2 chenilles de 5 grains.	31 chenilles sur 13 plantes (2,3)	5 chenilles	11 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 13. 7 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 13. 7 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 13. 2 plantes avec chenilles de 7 grains et au-dessus sur 13 (et 1 plante très faiblement chenillée).
388/21	1 plante à fleurs pourpres, grain roux moucheté avec forte proportion de grains violets, ayant 2 chenilles à 4 grains, 1 chenille à 5 grains.	22 chenilles sur 16 plantes (1,3)	5 chenilles	12 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 16. 9 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 16. 5 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 16.

*Pois Chenille* × *Acacia*.

(Dans ce croisement on a cherché à associer le caractère „chenille" au caractère „feuillage sans vrille" du *Pois acacia*).

154/18	F <sub>1</sub> 3 plantes, feuillage glauque et à vrilles.	grains blancs, non chenillés		<div>84 grains ronds</div> <div>27 grains ridés</div>
523/19	F <sub>2</sub> (A. grains ronds) 34 plantes (à vrilles)	<div>30 glauques, non chenillées.</div> <div>4 émeraudes, dont 2 faiblement chenillées.</div>		
	(B. grains ridés) 15 plantes	<div>2 à vrilles, émeraudes, faiblement chenillées.</div> <div>13 à acacia</div>		<div>12 glauques, non chenillées.</div> <div>1 émeraude, très fortement chenillée</div>

Numéros	Caractéristiques de la plante mère	Nombre de chenilles de 4 grains et plus	Chiffre le plus élevé de chenilles de 4 grains et plus par plante	Résultats et Observations diverses.
583 20	1 plante émeraude à vrilles faiblement chenillée (semé seulement les grains ridés).	15 chenilles sur 4 plantes (3,7)	6 chenilles	4 plantes émeraude <i>acacia</i> : 4 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 4. 3 plantes avec chenilles de 5 grains et au dessus sur 4. 2 plantes avec chenilles de 7 grains et au-dessus sur 4.
584 20	1 plante <i>acacia</i> émeraude grain ridé, 2 chenilles de 3 grains, 3 chenilles de 4 grains, 3 chenilles de 5 grains, 2 chenilles de 6 grains, 3 chenilles de 7 grains, 1 chenille de 8 grains, (pas de grains libres).	15 chenilles sur 7 plantes (2,1)	5 chenilles	6 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 7. 6 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 7. 4 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 7. 1 plante avec chenilles de 8 grains et au-dessus sur 7. ( <i>acacia émeraude</i> :).

*Pois Chenille × Acacia (suite).*

Numéros.	Caractéristiques de la plante mère.	Nombre de chenilles de 4 grains et plus.	Chiffre le plus élevé de chenilles de 4 grains et plus par plante.	Résultats et Observations diverses
392/21	1 plante acacia émeraude, ayant 1 chenille de 4 grains, 1 chenille de 5 grains, 1 chenille de 7 grains, 3 chenille de 8 grains (grain ridé).	41 chenilles sur 9 plantes (4,5)	9 chenilles	8 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 9. 8 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 9. 6 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 9. 2 plantes avec chenilles de 7 grains et au-dessus sur 9. 1 plante avec chenilles de 8 grains et au-dessus sur 9 et une plante sans chenilles (tout acacia émeraude).
393/21	1 plante acacia émeraude ayant 1 chenille de 4 grains, 1 chenille de 5 grains, 2 chenilles de 7 grains (grain ridé).	42 chenilles sur 6 plantes (7,0)	13 chenilles	6 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 6. 6 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 6. 4 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 6. 2 plantes avec chenilles de 7 grains et au-dessus sur 6.
394/21	1 plante acacia émeraude ayant 1 chenille de 8 grains, 1 chenille de 6 grains (grain ridé).	39 chenilles sur 9 plantes (4,3)	8 chenilles	9 plantes avec chenilles de 4 grains et au-dessus sur 9. 9 plantes avec chenilles de 5 grains et au-dessus sur 9. 7 plantes avec chenilles de 6 grains et au-dessus sur 9. 3 plantes avec chenilles de 7 grains et au-dessus sur 9.

Comme on peut le constater par les résultats donnés ci-dessus ce caractère est extrêmement variable dans son développement, étant fortement influencé par les conditions du milieu.

D'autre part, comme on sait que les plantes peuvent être de constitution génétique différente au point de vue du caractère „feuillage émeraude” (deux plantes émeraudes croisées, pouvant



Fig. 1. Pois Reva à 4 cosses.



Fig. 2. Pois Acacia  $\times$  Reva à 4 cosses.



Fig. 3. Pois Reva à 4 cosses  
 $\times$  Mamchon.

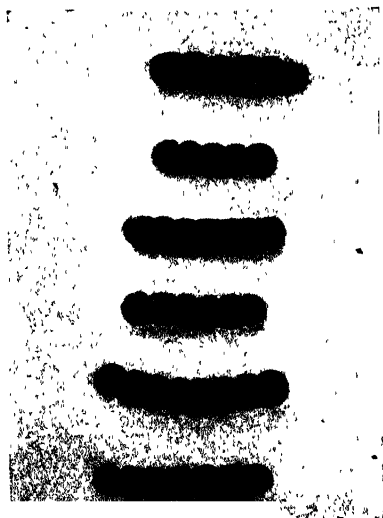


Fig. 4. Pois „chenille”.

donner tout glauque, ou tout émeraude en  $F_1$ ), la constitution génétique des individus au point de vue du feuillage (et aussi au point de vue de la couleur des fleurs et du tégument de la graine) doit nécessairement influencer sur la manifestation du caractère.

Mais, d'après les résultats que nous venons de donner, il nous semble à peu près impossible de déterminer la part d'influence des conditions du milieu proprement dites, de celle résultant de l'action d'autres facteurs génétiques.

La seule constatation que nous puissions faire, c'est que, dans nos expériences, les plantes à fleurs roses sont en général, moins fortement „chenillées" que celles à fleurs blanches ou à fleurs pourpres.

# THE INTERACTION BETWEEN TWO CLOSELY LINKED LETHALS IN DROSOPHILA AS THE CAUSE OF THE APPARENT CONSTANCY OF THE MUTANT „SPREAD”

by Ö. WINGE.

(Report from the Genetic Laboratory of the Royal Veterinary  
and Agricultural College, Copenhagen).

In 1921 I received from Professor O. MOHR, Dr. Sc., Christiania, a few cultures of *Drosophila melanogaster*, among which was the mutant spread. During the following months the cultures were propagated, however, without it being my intention to examine problems regarding this organism which has already been so diligently investigated from many quarters. But it soon appeared impossible to maintain the spread cultures as constant homozygotic lines, as now and then single individuals with normal wings turned up which, if allowed to propagate, quickly increased the number of the normal-winged. As spread individuals on account of their very projecting, often dragging wings especially in moist cultures are exposed to ruin in greater quantities than those with normal wings, this might be instrumental in the latter increasing in number.

However, the question as to how these normal-winged individuals have arisen was of course in itself a problem. It was not probable that it was a question of reverse mutants as they appeared several times; I therefore decided to examine the question more closely and with this in view I made different crossing experiments.

When crossing spread with wild type individuals the peculiarity at once appeared that segregation always took place as early as the  $F_1$ -generation, as  $F_1$  consisted of an equal number of spread and normal-winged (to be referred to later). All spread might therefore be supposed to be heterozygotic and spread dominant to the normal ones.



The next question was how the spread type might be kept constant, for if it was heterozygotic spread, it might be expected that both homozygotic and heterozygotic spread individuals were segregated and that homozygotic recessive normal individuals constantly were segregated in great number, i. e.  $1\ Spr\ Spr: 2\ Spr\ spr: 1\ spr\ spr$ .

The only satisfactory explanation I have been able to find is, that the spread factor in double dose has a lethal effect already on a very early stage, and that furthermore a recessive lethal factor<sup>1)</sup> is found closely linked to *spr*, so that the *spr spr* individuals generally also are lost. But a theory of two closely linked lethal factors which together have such an effect that a double heterozygote seems to be a homozygotic line is on the other hand of such a nature that one would refuse to accept it as long as possible, for when may we then on the whole be sure to have homozygotes and pure lines before us?

However, it is hardly possible getting round the fact that these lethal factors are present, as I shall further mention in the following, but *at the same time we learn how prudent we must be when drawing a conclusion from constancy to homozygosity, and how an apparent mutation may be due to crossing-over.*

We assume that two mutually closely linked pairs of factors *A-a* and *B-b* are found in a plant, and that *A* causes red petals (the recessive allelomorph: *a* white petal colour), while *B* is a necessary vital factor, so that *bb* acts lethally. It is furthermore assumed that *A* also in double portion acts lethally. — An indi-

vidual of the formula  $\begin{smallmatrix} A & B \\ a & b \end{smallmatrix}$  is then capable of living and has red flowers and it will appear homozygotic, for of the three types of

offspring  $\begin{smallmatrix} A & B \\ A & B' \end{smallmatrix} \begin{smallmatrix} a & b \\ x & b \end{smallmatrix}$  and  $\begin{smallmatrix} A & B \\ a & b \end{smallmatrix}$  the two former, which both have lethal

factors in double dose, will be ruined, and only the third type which has the genetic formula of the parent plant will appear generation after generation, as if we had a pure line before us. If now and then crossing-over between *A* and *B* takes place, so that the gametes

*Ab* and *aB* are formed, a sudden occurrence of an individual  $\begin{smallmatrix} qb \\ aB \end{smallmatrix}$  with white petals will be possible, which by self-fertilization will

1) The allelomorph of a necessary vital factor.

act constantly white-flowered and may easily be explained as arisen by mutation.

It is hardly probable to suppose that a greater number of supposed mutations are owing to such a crossing-over between closely linked lethal factors, but on the other hand the number of known lethals increases both in *Drosophila* and in other organisms, so that one should not wonder if certain supposed mutants must be explained in this way.

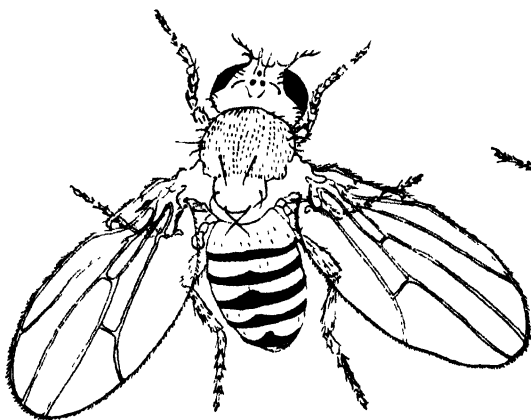


Fig. 1.

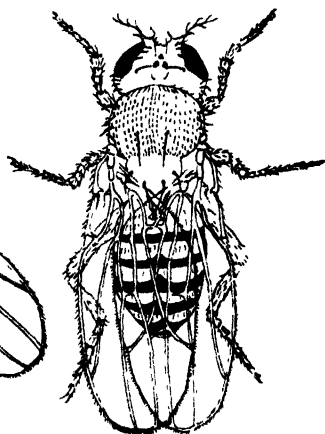


Fig. 2.

As to the quality itself: spread wings, it is, according to DEXTER <sup>1)</sup>, due to a factor in the IIIrd chromosome, located at 61, and spread should be recessive towards normal wings.

I have not tried further to control the position of the spread factor, as I do not possess mutants fit hereto, but to my great astonishment I have found — as mentioned above — spread dominant to the normal type; but it cannot be doubted that my type with its horizontal and, in relation to the longitudinal axis of the body, very projecting wings really corresponds to the type originally described by DEXTER; as aforementioned, I also received the original individual under the designation „spread”. A typical spread indivi-

1) J. DEXTER: The analysis of a case of continuous variation in *Drosophila* by a study of its linkage relations. Amer. Natur., Vol. 48, 1914, p. 712.

dual and a normal-winged one will be seen on the adjacent figures (resp. fig. 1 and 2). DEXTER only very shortly mentions the spread factor, and I suppose that it is due to a mistake when it is stated by him and later on by others in the literature that spread is indicated as recessive.

#### THE CROSSING EXPERIMENTS.

I shall here go over the experiments comprising about 13000 individuals, which form the basis of the present work, and at each crossing I shall mention the genetic formulae.

Thus we consider two pairs of allelomorphs, the dominant Spread factor (*Spr.*), which at the same time is a recessive lethal ( $\frac{Spr}{Spr}$  dies) and the dominant vital factor *Vit*<sup>1)</sup>, which is closely linked to *Spr* and the allelomorph of which is a recessive lethal ( $\frac{vit}{vit}$  dies). The linkage is so strong that crossing-over rarely occurs, and for the present we completely waive crossing-over.

The individuals used for pairing are constantly — at any rate as far as the females are concerned — born under control, in order to obtain absolute security that only virgin females are used. The nearly mature pupae were placed in moist filter-paper in small glass-tubes with cotton stoppers, and if desired they were assorted in female and male pupae. These are easily separated by means of a lens or binocular microscope, as the sex comb on the forelegs of the males is visible already in the pupae stage. As a rule the flies appeared the day after the pupae having been placed in the glasses.

1) The reason why I am not designating this factor leth III in accordance with the Morgan terminology is that I am opposed to call the wild type homozygotic Leth. On the whole I find it more natural to designate the factors than the mutants, and in this case as far as possible to choose the dominant characters as the basis of the factor designation. As *Spr* is a dominant factor, but at the same time is recessive lethal, the factor designation in question ought to be either *Spr<sub>vit</sub>* or *vit<sub>Spr</sub>*. Consequently I only call it *Spr.* here.

I. *Spread* × *normal type and reciprocal* 1).

$$\begin{array}{l} \text{Theoretically: } \begin{array}{c} \text{Spr Vit} \\ \text{spr vit} \end{array} \times \begin{array}{c} \text{spr Vit} \\ \text{spr Vit} \end{array} = \begin{array}{c} 1 \text{ Spr Vit} \\ \text{spr Vit} \end{array} : \begin{array}{c} 1 \text{ spr vit} \\ \text{spr Vit} \end{array} \\ \text{Phenotype: } . . . . . \begin{array}{c} \text{Spread} \\ \text{(new type)} \end{array} : \begin{array}{c} \text{normal} \\ \text{(new type)} \end{array} \end{array}$$

	Spread		Normal	
	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂
× K 13	30	36	28	31
K 15	28	24	19	30
K 42	39	43	47	51
K 68	18	9	13	11
× K 76	24	23	17	18
K 77	63	48	53	36
× K 158	15	16	18	21
	217	199	195	198
Found in all . . .	416		393	
Theoretically . . .	404.5		404.5	

Thus it will be seen — as already mentioned — that a crossing of Spread with the normal type constantly gives a segregation at once in  $F_1$ , as equal numbers of normal and Spread individuals arise.

II. *Spread (new type) × normal (old type).*

$$\begin{array}{l} \text{Theoretically: } \begin{array}{c} \text{Spr Vit} \\ \text{spr Vit} \end{array} \times \begin{array}{c} \text{spr Vit} \\ \text{spr Vit} \end{array} = \begin{array}{c} 1 \text{ Spr Vit} \\ \text{spr Vit} \end{array} : \begin{array}{c} 1 \text{ spr Vit} \\ \text{spr Vit} \end{array} \\ \text{Phenotype: } . . . . . \begin{array}{c} \text{Spread} \\ \text{(new type)} \end{array} : \begin{array}{c} \text{normal} \\ \text{(old type)} \end{array} \end{array}$$

1) In the tables is put a × off the culture-numbers that represent crosses, which are in accordance with the head of the table. The reciprocal crosses have no sign.

	Spread		Normal	
	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂
× K 123	35	31	43	51
× K 124	28	24	35	44
K 202	51	59	45	50
K 205	32	29	31	25
K 206	42	47	60	53
K 207	53	42	35	33
× K 208	9	5	16	8
	250	237	265	264
Found in all . . .	487		529	
Theoretically . . .	508		508	

It does not appear from table II that the  $F_1$  Spread individuals (New Spread) produced by crossing Spread and the normal type has another genotypical constitution than the original Spread (which I call Old Spread in distinction from the new type), for just as is the case with the latter the former gives an offspring when mated to normal individuals, of which one half is Spread, the other half normal; but when crossed with Old Spread the difference is apparent, for while Old Spread × Old Spread gives nothing but Spread so long as no crossing-over takes place, New Spread × Old Spread in accordance with the theory gives 2 Spread: 1 normal, as shown in table III.

### III. *Spread (new type) × Spread (old type).*

Theoretically: $\frac{Spr\ Vit}{spr\ Vit} \times \frac{Spr\ Vit}{spr\ vit} =$			
1 $\frac{Spr\ Vit}{Spr\ Vit}$ :	1 $\frac{Spr\ Vit}{spr\ vit}$ :	1 $\frac{spr\ Vit}{Spr\ Vit}$ :	1 $\frac{spr\ Vit}{spr\ vit}$
Phenotype: dies	Spread (old type)	Spread (new type)	normal (new type)

	Spread		Normal	
	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂
K 121	20	17	13	22
K 122	23	33	25	27
× K 140	28	43	22	18
× K 141	48	55	20	39
× K 142	67	64	29	27
× K 143	35	52	20	20
K 145	62	48	38	29
K 146	37	51	22	13
K 147	24	31	21	14
K 148	58	70	20	27
	402	464	230	236
Found in all . . .	866		466	
Theoretically . . .	888		444	

Also by mutual crossing of New Spread individuals we get a proof of these individuals behaving otherwise than the original ones, for in accordance with what was theoretically expected they give 2 Spread: 1 normal, as appears from table IV, where the crossings in question are gathered.

#### IV. *Spread (new type) × Spread (new type).*

Theoretically:	$\frac{Spr}{spr} \frac{Vit}{Vit}$	$\times$	$\frac{Spr}{spr} \frac{Vit}{Vit}$	=
	1 $\frac{Spr}{spr} \frac{Vit}{Vit}$	:	1 $\frac{Spr}{spr} \frac{Vit}{Vit}$	:
Phenotype:	dies		Spread (new type)	:
			Spread (new type)	:
			normal (old type)	:

(Cf table page 328).

Finally a culture (K. 56) gave the following result: 77 Spread (47 ♀♀ + 30 ♂♂) and 80 normals (43 ♀♀ + 37 ♂♂)

Of the last mentioned crossings only this one (K. 56) gave an

	Spread		Normal	
	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂
K 27	62	55	31	38
K 34	33	30	16	15
K 41	52	71	31	33
K 43	58	68	30	30
K 49	83	64	46	43
K 50	43	44	24	22
K 54	67	68	35	45
K 63	66	54	29	34
K 79	67	71	31	38
K 81	86	59	43	31
K 91	48	55	35	24
K 92	11	2	3	1
K 93	55	48	28	25
K 99	41	49	26	22
K 103	64	70	43	33
	836	808	451	434
Found in all . . .	1644		885	
Theoretically . . .	1686		843	

unexpected result. I do not quite realize how to explain this, but so much is certain that this segregation cannot as a matter of course be added to the others. It is evident that it is not the numerical relation 2:1, but 1:1 which is found here, and I find the explanation most probable that one of the two paired supposed New Spread individuals only apparently has been Spread, as it may be possible to mistake the type, when the flies are so young that their wings are not fully expanded. When the parent individuals on the 11th day after the mating were removed, it must then have escaped the attention that one individual was normal-winged. The said two individuals used for culture 56 were taken out of a culture, in which were New normal and New Spread individuals, viz.  $F_1$  of Old Spread  $\times$  Old normal. In case a New normal individual is used instead of a Spread through a mistake, the numerical relation

1:1 is easily to be understood. I am sorry to say that it is impossible to make a closer examination as to whether such a supposed mistake might have taken place.

When mating Old Spread to Old normal an equal number — as will be seen from table I — of New Spread and of New normal in  $F_1$  were produced. That the New Spread type genotypically is otherwise than the original one, and in accordance with the theory, appeared from tables III and IV. — We are now going to examine whether the New normal type also behaves otherwise than the original one. As we know the New normal type in distinction from the old one contains the lethal factor *vit*.

As to back-crossing of New normal with Old normal the offspring of course, will all be normal-winged, for the factor Spread is not found in any of the types. Only a single crossing of this kind has been counted (table V).

V. *New normal*  $\times$  *Old normal*.

Theoretically:  $\frac{spr\ Vit}{spr\ vit} \times \frac{spr\ Vit}{spr\ Vit} = 1 \frac{spr\ Vit}{spr\ Vit} : 1 \frac{spr\ vit}{spr\ Vit}$   
 Phenotype: . . . . . normal normal  
 (old type) (new type)

Normal	
♀♀	♂♂
K 29	67 68

Also mutual crossing of New normal individuals must give nothing but normal winged individuals namely 2 New normal : 1 Old normal. 17 such crossings have been made (table VI) and all the 2596 offspring individuals appeared to be normal-winged.

VI. *New normal*  $\times$  *New normal*.

Theoretically:  $\frac{spr\ Vit}{spr\ vit} \times \frac{spr\ Vit}{spr\ vit} =$   
 $1 \frac{spr\ Vit}{spr\ Vit} : 1 \frac{spr\ Vit}{spr\ vit} : 1 \frac{spr\ vit}{spr\ Vit} : 1 \frac{spr\ vit}{spr\ vit}$   
 Phenotype: normal normal normal dies  
 (old type) (new type) (new type)



	normal	
	♀♀	♂♂
K 28	69	87
K 35	35	38
K 39	94	86
K 40	79	49
K 51	123	118
K 55	103	70
K 57	73	74
K 59	69	52
K 60	94	97
K 61	85	98
K 62	59	60
K 87	102	80
K 88	95	79
K 89	40	34
K 90	103	98
K 100	68	50
K 101	72	63
Found in all . . .	1363	1233

The crossings mentioned in table V and VI do not directly show that the New normals are otherwise than the Old normal type, nor was this to be expected. Nor can the crossing New normal  $\times$  New Spread show that the New normals contain the lethal factor, for whether a New normal or an Old normal is mated to a New Spread, an equal number of Spread and normal-winged individuals will be produced.

The fourth combination, New normal  $\times$  Old Spread (table VII) on the other hand shall show the presence of the lethal factor in the New normal type, as theoretically 2 Spread : 1 normal shall be found in the offspring, while as mentioned above an equal number of Spread and normal is to be found, when Old normal is crossed with Old Spread.

VII. *New normal* × *Old Spread*Theoretically:  $\frac{spr\ Vit}{spr\ vit} \times \frac{Spr\ Vit}{spr\ vit} =$ 

1	$\frac{spr\ Vit}{Spr\ Vit}$	:	1	$\frac{spr\ Vit}{spr\ vit}$	:	1	$\frac{spr\ vit}{Spr\ Vit}$	:	1	$\frac{spr\ vit}{spr\ vit}$
Phenotype:	Spread		normal			Spread			dies	
	(new type)		(new type)			(old type)				

	Spread		Normal	
	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂
× K 135	71	50	24	39
× K 136	45	63	22	19
× K 137	33	36	23	20
K 138	13	21	8	10
K 181	18	11	8	6
× K 184	60	40	22	28
K 198	35	46	22	22
K 199	30	15	10	18
	305	282	139	162
Found in all . . .	587		301	
Theoretically . . .	592		296	

The preceding crossing results may be summarised thus:

Old Spread × Old Spread	=	Old Spread
Old Spread × Old normal	=	1 New Spread: 1 New normal
Old normal × Old normal	=	Old normal
Old Spread × New Spread	=	1 Old Spread: 1 New Spread: 1 New normal
Old Spread × New normal	=	„ „ 1 New Spread: 1 New normal
Old normal × New normal	=	1 Old normal: 1 New normal
Old normal × New Spread	=	1 New Spread: 1 Old normal



Of these types only the two lastmentioned are viable, as the former are homozygotic in the lethal factors *Spr* and *vit* respectively. Of the two viable types only the New normals are phenotypically conspicuous, as the New Spread type quite resembles Old Spread.

Normal-winged individuals that suddenly arose in Spread cultures thus should constantly be of the New normal type, and I have made some crossing experiments to examine this question

VIII *Cross-over*  $\times$  *Old Spread*  
(normal)

	Spread		Normal	
	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂
$\times$ K 18	8	9	7	7
$\times$ K 94	19	18	14	11
$\times$ K 196	6	13	7	2
$\times$ K 230	68	79	52	28
K 242	10	10	9	3
K 244	7	15	4	5
	118	144	93	56
Found in all . . .	262		149	
Theoretically . . .	274		137	

As was expected, the two types occur in a number which is near the relation 2 Spread : 1 normal which shows that the suddenly arising normal-winged individuals are not Old normals but contain the lethal factor, just as is the case with the New normals produced by crossing. Considering the number the relation 262 : 149 is in fair accordance with what was expected, but a fact that is rather peculiar is the unequal frequency of females and males within the two categories. This inequality may possibly be due to a mere accident, as the material is not very comprehensive. However, in the very nature of things it is difficult to procure a great material of cross-over individuals when the linkage is very strong, and

furthermore exceedingly few cross-over males are found in my material in relation to the females; most often it is impossible to use the latter for further investigations, as they are rarely discovered so early that they may still with certainty be considered as virgin females.

The normal-winged flies produced by mating cross-over individuals to Old Spread individuals are — as will be understood — again New normals, and such individuals have been used for the pairings mentioned in table VII.

#### MEASURING OF THE DISTANCE BETWEEN SPREAD AND VITAL IN THE III<sup>RD</sup> CHROMOSOME.

I have not been able to determine the absolute position of the lethal factor, as I have not been in possession of mutants of *Drosophila* fit hereto. Although it must therefore be left to future investigators to decide whether the locus of *Vit* is located to the right or to the left of *Spr*, I am nevertheless able to state the distance between *Spr* and *Vit*, as I have made a number of single pairings between Spread individuals born under control in pupe glasses. Nearly 3000 offspring individuals of such single pairings have in all been counted. The result hereof will be seen from table IX.

#### IX. *Old Spread* × *Old Spread*

$$\text{Theoretically: } \left[ \begin{array}{c} \text{Spr Vit} \\ \text{spr vit} \end{array} + \begin{array}{c} \text{Spr vit} \\ \text{spr Vit} \end{array} \right] \times \begin{array}{c} \text{Spr Vit} \\ \text{spr vit} \end{array} =$$

Non-cross-overs				
	<i>Spr Vit</i>	<i>Spr Vit</i>	<i>spr vit</i>	<i>spr vit</i>
	<i>Spr Vit</i>	<i>spr vit</i>	<i>Spr Vit</i>	<i>spr vit</i>
Phenotype: . . .	dies	Spread (old type)	Spread (old type)	dies
Cross-overs				
	<i>Spr vit</i>	<i>Spr vit</i>	<i>spr Vit</i>	<i>spr Vit</i>
	<i>Spr Vit</i>	<i>spr vit</i>	<i>Spr Vit</i>	<i>spr vit</i>
Phenotype: . . .	dies	dies	Spread (new type)	normal (new type)

	Spread		Normal	
	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂
K 144	114			
K 159	65			
K 160	21			
K 163	21			
K 164	16			
K 166	58		1	
K 167	58			
K 168	123		1	
K 173	96		1	
K 174	52			
K 175	136			
K 176	75		1	
K 177	74		1	
K 178	101		1	
K 179	145			
K 185	11			
K 186	48			1
K 187	23			
K 192	48			
K 193	31			
K 194	142			
K 195	64			
K 197	7			1
K 209	45			
K 210	72			
K 211	38			
K 212	55		1	
K 213	36			
K 215	11			
K 216	97			
K 217	79			
K 218	10			
K 219	53			
K 220	147			
K 221	64			
K 223	31			
K 224	20			
K 225	18			
K 226	110		2	
K 227	67			
K 228	25			
K 231	22		2	
K 232	22			
K 233	47			
K 234	16			
K 235	69			
K 236	18			
K 237	19			
K 238	53			
K 239	59			1
K 240	46			
K 241	55			
Found in all . . .	2933		11	3

14 normal-winged cross-overs are thus found among 2947 individuals in all, but for the calculation of the cross-over percentage it must be remembered that the spread-winged cross-overs escape observation; therefore in reality about 28 of the 2947 individuals must be supposed to be cross-over individuals, so that the distance between the locus of *Spr* and that of *Vit* may be calculated at hardly 1 centimorgan. It is peculiar to note the comparatively great number of females among the cross-over individuals.

Only once I have been able to get hold of a New Spread cross-over individual by paring two Spread individuals from a pure Spread culture. Instead of giving nothing but Spread offspring, 23 Spread and 18 normal-winged individuals were produced, a number which, it is true, only is in poor accordance with the theoretically expected relation 2 : 1, but which of course absolutely excluded the possibility that the normal-winged flies were direct cross-over individuals.

#### DISCUSSION.

The theory of the two closely linked lethal factors, *Spread* and *vital*, gives a satisfactory explanation of all the phenomena as to the examined Spread mutant.

However, also other theories might perhaps explain the conditions, especially as long as the cytology of the Spread mutant has not been more closely examined. Thus the supposition that

1) Spread is a dominant factor in the IIIrd chromosome which is lethal in double dose (as presumed in the first theory) and

2) that the nearly constant Spread culture consisted of individuals which wanted one of its IIIrd chromosomes, would explain the results of the crossings, always supposing that also lack of both the IIIrd chromosomes has a lethal effect. In this case it would suffice to consider a single pair of factors: *Spr Spr*

Old Spread	should	in	this	case	have	the	formula	$\frac{\dots}{Spr}$
Old normal	"	"	"	"	"	"	"	$\frac{spr}{spr}$
New Spread	"	"	"	"	"	"	"	$\frac{spr}{Spr}$
New normal	"	"	"	"	"	"	"	$\frac{\dots}{spr}$

But the theory must, however, be rejected from the reason that all the normal-winged individuals occurring in the Spread cultures then had to be mutants, which is not believable; and the theory must be discredited especially from the reason that — as aforementioned — a New Spread individual has been shown in a pure Old Spread culture, which must necessarily have been brought about by crossing-over. The fact that Spread must be supposed not to have a lethal effect in a single dose, even when no partner-chromosome is present, renders the theory unreasonable. Besides, by using other factors in the IIIrd chromosome the problem might easily be examined.

What I consider as the essential result of this investigation is, that through it a case has been shown that a given type (in this case Spread) which on a superficial view seemed to be homozygotic, on a closer examination appeared to be double-heterozygotic. A still more intense linkage between the factors *Spread* and *Vital* would cause that despite thorough experiments one might be quite deceived by the facts. The present case, therefore, urge upon us the necessity of being prudent when it is a question of deciding whether a material before us is homozygotic, for the consequence must be that *the morphological constancy of the type in practice in itself is an insufficient guarantee of the type being homozygotic; at the same time it must be clear that a suddenly appearing new type need not being a mutant, but may be the result of a rare crossing-over between two closely linked factors.*

I thank Professor O. MOHR, D. Sc. for the amiability with which he provided to me with some *Drosophila* cultures in 1921; I also thank Mr. J. CLAUSEN, M. A. who has assisted me in carrying through the present investigations.

## RÉSUMÉ.

1. By examination of the mutant „Spread” (wings) of *Drosophila melanogaster* it appeared that *Spread*, located in the IIIrd chromosome at 61, is not — as stated in the literature — recessive but dominant (to normal wings).



2. *Spread* acts lethally in double dose.
3. The wild type possesses a dominant indispensable factor *Vital* (*Vit*) that is closely linked to *spread*. Its allelomorph, *vit*, also has a lethal effect in double dose.
4. The formula of the Spread mutant is  $\frac{Spr}{spr} \frac{Vit}{vit}$ ; thus it is double heterozygotic. It is only the strong linkage between *Spr* and *Vit* that causes that the Spread type seems to be constant.
5. The distance between *Spread* and *Vital* is scarcely 1.0.
6. The Spread mutant is an instance of a double heterozygote, which on account of the interaction of two lethal factors (*Spr* and *vit*) reminds of and has been construed as a constant homozygotic type.

Copenhagen, June 7, 1922.

# **ÜBER DIE HERSTELLUNG TIERISCHER CHIMAEREN DURCH KOMBINATION VON REGENERATIONS- STADIEN UND DURCH PFROPFSYMBIOSE**

von JULIUS SCHAXEL, Professor für Zoologie und Vorstand der  
Anstalt für experimentelle Biologie an der Universität Jena.

(Mit einer farbigen Tafel.)

## **Inhalt.**

	Seite.
Einleitung . . . . .	339
1. Sektorialchimaeren . . . . .	341
2 Periklinalchimaeren . . . . .	349
a) Durch Kombination von Regenerationsstadien hergestellte Periklinalchimaeren . . . . .	350
b) Durch Pfropfsymbiose hergestellte Periklinalchi- maeren . . . . .	351
3. Mosaikchimaeren . . . . .	359
4. Chimaeren- und Vererbungsforschung. . . . .	361
Erklärung der Abbildungen auf Tafel 4 . . . . .	362
Verzeichnis der zitierten Literatur . . . . .	363

## **EINLEITUNG.**

Im Zusammenhang mit Untersuchungen, welche der tierischen Formbildung gewidmet sind, habe ich plangemäß mannigfache Transplantationen vorgenommen. In zwei Versuchsgruppen kam es zur Bildung von Chimaeren. Das eine Mal wurden zur Ermittlung der Bildner und ihres Vermögens an Regenerationsorte verschiedene Zellen-und Gewebssorten eingepflanzt, unter anderen namentlich solche, die selbst Ersatzbildungen entstammen. Das zweite Mal gaben Pfropfsymbiosen Anlaß zur Chimaerenbildung. Imfolgenden sollen Beispiele der Chimaeren ohne weitere theoretische Folgerungen beschrieben werden.

Über tierische Chimaeren ist, wenn wir von den Ei- und Keimvereinigungen bei Echinodermen absehen, erst wenig veröffentlicht worden, seit die Botaniker H. WINKLER (seit 1907) und E. BAUR (seit 1909) experimentell Pflanzen erzeugten, die aus zwei verschiedenartigen Zellen aufgebaut sind. Als ich 1919 mit meinen Versuchen anfang, waren mir zoologische Erfahrungen noch unbekannt. Zuerst verglich wohl V. HAECKER (1918, p. 231) gewisse Federmuster des Fasanenhuhns hinsichtlich ihrer vermutlichen Entstehung mit pflanzlichen Sektorialchimaeren. Dann berichteten H. SPEMANN (1919, 1921) und seine Schüler O. MANGOLD und E. TAUBE (1921) von meisterhaften Experimenten, durch die tierische Chimaeren hergestellt wurden.

Der Begründer der Chimaerenforschung, H. WINKLER, (1914, p. 5) sieht „als für die Chimaeren wesentlich ihre Zusammensetzung aus artreinen Zellen zweier verschiedener Arten“ an. Er zählt sie zu den Bastarden, d. h. zu „Organismen, deren Eltern verschiedenen systematischen Einheiten angehören“ (1912, p. 6). Sie unterscheiden sich von den sexualen Bastarden, die durch Kreuzbefruchtung entstehen, dadurch, daß sie durch Pfropfung zustande kommen, indem „an der Verwachsungsstelle von Reis und Unterstamm Zellen zur Bildung eines Adventivsprosses zusammentreten, von denen die einen vom ersteren, die anderen vom letzteren stammen“ (1912, p. 10).

Zu meinen Versuchen benutze ich die weiße und die schwarze Axolotlrasse (*Siredon pisciforme* SHAW), die im Sinne der Genetik nach den Züchtungen V. HAECKER's und seiner Schüler und meinen eigenen Erfahrungen als Grundrassen oder Elementararten anzusehen sind. Die weiße Rasse, die ich bis jetzt in reiner Sippe durch vier Generationen in vielen Tausenden von Exemplaren verfolgt habe, zeigt partialen Albinismus und Akromelanismus. Bei der ausgebildeten, wachsenden Larve beschränkt sich das schwarze Pigment auf die Iris und die Zehenspitzen. Bei Individuen, die starker Belichtung ausgesetzt sind, kommt dazu vom zweiten oder dritten Lebensjahr an eine graue Bestäubung des Oberkopfes und Rückens. Die schwarze Rasse hat ihre Farbe von zahlreichen großen korialen Melanophoren, zu denen koriale Xantophoren treten und die eigentümliche schwarz-gelbgrüne Marmorierung hervorbringen. Außer den korialen Chromatophoren kommen noch

schwarze epidermale Pigmentzellen vor. Die Verschiedenheit der Rassen beschränkt sich nicht auf das Integument, sondern Muskulatur, Bindegewebe und Fett erscheinen bei den weißen Tieren im frischen Zustande zartrosa, während dieselben Gewebe bei der schwarzen Sippe einen grauen Ton aufweisen, den das schwarze, auch dem zartesten Bindegewebe folgende Pigment bedingt. In Rücksicht auf die Homozygotie und Konstanz der gegensätzlichen Merkmale, von denen „schwarz“ bei Kreuzung in  $F_1$  dominiert und bei Inzucht der Heterozygoten in  $F_2$  rein aufspaltet, möchte ich die Transplantationen als heteroplastische ansprechen. Die Transplantationen und Pfropfsymbiosen innerhalb der Gattung *Siredon* wurden ergänzt durch solche zwischen der neotenischen Larve *Siredon* und ihrem metamorphosierten Vollmolch *Amblystoma* und andere zwischen Amblystomatinen und Salamandrinen, auf die im vorliegenden Bericht nicht mehr eingegangen wird.

Die erzeugten tierischen Chimaeren entsprechen nach ihrer Beschaffenheit und ihrer Entstehung den von E. BAUR unterschiedenen Arten von pflanzlichen Chimaeren; „Sektorialchimaeren, bei denen die verschiedenartigen Zellen im Vegetationspunkt durch Längsflächen von einander getrennt sind, und Periklinalchimaeren, bei denen die periklinalen Schichten des Vegetationspunktes teils von der einen, teils von der anderen Elternart geliefert werden“ (H. WINKLER, 1912, p. 5). Der Vergleich mit den Verhältnissen bei Pflanzen ist in den folgenden Fällen deshalb besonders nahe liegend, weil durch Implantationen in Regenerationsknospen geradezu „tierische Vegetationspunkte“ hergestellt und bei den Pfropfsymbiosen tatsächlich ein Reis der Unterlage eingefügt wird. Dazu treten noch die von mir so genannten Mosaikchimaeren, bei denen in einem mehr oder weniger einheitlichen Gebilde Zellgruppen verschiedenartiger Herkunft regellos durcheinander gesprengt sind und doch ihre Eigenart bewahren.

### 1. SEKTORIALCHIMAEREN.

Damit funktionsfähige, zusammengesetzte Körperteile aus Zellen zweier Sippen erhalten werden, muß die Kombination der Bildner in einem Stadium geschehen, in welchem sich die Bildung vom Bildungsorte abhängig vollzieht. Vorausgesetzt ist dabei, daß die Bildner überhaupt korrelativ beeinflußbar sind.

Diesen Bedingungen sind bei den Knospen der Extremitätregeneration nach Exartikulation erfüllt. Nach meiner Darstellung (J. SCHAXEL, 1921) gehen die Ersatzbildungen in bestimmter Folge vor sich. An die Wundvorgänge schließen sich die aufbauenden Bildungen an. Blastem, Knospe, Anlage und Differenzierung der Anlage sind schon ihrer Erscheinung nach wohl unterscheidbare Stadien, deren Zusammensetzung und Verhalten sich eindeutig kennzeichnen läßt. Im Blastem geht die Vermehrung und Anhäufung der Bildner vor sich, die zytologisch indifferente Zellen sind. Vermutlich kommt ihnen wie allen Zellen eine bestimmte Konstitution zu und ihre Bewegungen vollziehen sich gerichtet. Es mag gesagt werden, daß die im Blastem sich sammelnden Elemente in Ordnung begriffen sind. Die Knospe teilt mit dem Blastem die Gleichartigkeit der Zellen, deren vorwiegende Vermehrung beendet ist, die aber nicht mehr scheinbar regellos beisammenliegen. Die Zellen haben eine Regelmäßigkeit verratende Anordnung gewonnen, die in der kegelförmigen Knospe nach Extremitätexartikulation in kegelmantelartig einander überlagernden Zellschichten verschiedener Dichte besteht. Die Anlage weist das in den Grundzügen endgültige Lageverhältnis der Teile auf. Sie ist das Stadium der geordneten Bildner, in dem alles Formale des künftigen Gebildes bereits festgelegt ist, wenn die weiteren Vorgänge sich selbst überlassen bleiben. Die Differenzierung der Anlage ist Ausführung des Vorgebildeten, die mit weiterer Zellvermehrung und damit mit Wachstum einhergeht.

Blastem, Knospe und Anlage sind vom Restbestand abhängige Bildungen. Die Entwicklung des Angelegten vollzieht sich als selbstständiger, bis auf die Ermöglichung von Bildungsvorgängen überhaupt vom Restbestand unabhängiger Prozeß. Die Determination der ersten Stadien der Ersatzbildung ist außer in den Bildnern im Restbestand zu suchen. Für die folgende mit der Differenzierung der Anlage einsetzende Ausbildung liegt sie in dem sich Bildenden selbst. Deswegen entspricht bei Transplantationen von Extremitätregenerationsstadien das Endgebilde des Knospenimplantats dem Implantationsorte und das des Anlagenimplantats dem Veranlagungsorte.

Auf diese Tatsachen gründet sich die Herstellung von Regenerationschimaeren aus den Zellen zweier reiner Sippen. Die dabei gewonnenen Ergebnisse bestätigen zugleich die aus anderen Er-

fahrungen (J. SCHAXEL, 1921 und 1922) gewonnenen Voraussetzungen.

Zuerst sei der Verlauf der Bildung von Sektorialchimaeren an einigen Beispielen geschildert und dann die Zusammensetzung der Gebilde beschrieben.

Einem schwarzen und einem weißen Axolotl von 110 mm Länge wird das linke Hinterbein exartikuliert. Nach 20 Tagen ist in beiden Fällen eine dem Wundfelde breitaufsitzende, kegelförmige Knospe entstanden. Die Knospen sind bei übereinstimmender Wandform allseitig gleichgerundet, lassen aber in Rücksicht auf den Tierkörper eine dorsale und ventrale Hälfte unterscheiden. Die Dorsalhälften werden nun in der Weise abgetragen, daß in der Kokainnarkose mit scharfem, bauchigem Skalpell ventralwärts bis zur Mitte fortschreitend der Knospenfuß abgetrennt und dann mit spitzem Messer die Knospe längsgespalten wird. Die abgelösten Knospenhälften haften an den spitzen Messern. Mit feiner Glasnadel wird die schwarze Hälfte an der Stelle der weißen Lücke abgestreift. Unter der Lupe erfolgt mit feinen Pinzetten das Zurechtrücken des Implantats, das möglichst genau an die Entnahmestelle gebracht wird. Nach 15 Minuten heftet beim Aufenthalt in feuchter Luft das Knospenimplantat fest genug, damit das Tier ins Wasser zurückgebracht werden kann. Nach dem Erwachen aus der Narkose ist nicht mehr zu befürchten, daß das eingepflanzte Gewebstück verloren geht. Die weiteren Bildungsvorgänge vollziehen sich mit kurzer Verzögerung, wie wenn kein Eingriff vorgenommen worden wäre. 21 Tage nach der Implantation erfolgt die Abflachung der Knospe zur Anlage, deren dorsale Seite sich dunkel von der hellen ventralen abhebt. Während der Differenzierung der Anlage erscheinen deutliche Chromatophoren. 7 bis 8 Wochen nach der Exartikulation ist eine infantile, noch nicht funktionierende Extremität vorhanden, deren volare Hälfte aus Geweben der schwarzen und deren plantare aus Geweben der weißen Rasse besteht. Während der funktionalen Ausgestaltung erreicht in fast Jahresfrist die Chimaere die Größe des Gegenstücks. In Abb. 1 der Taf. 4 ist eine solche Extremität [T 197] ein Jahr nach der ersten Operation (Länge des Tieres 200 mm) in der Ansicht von unten dargestellt. Die Plantarseite zeigt die rötliche Hauttönung des farblosen Axolotls. An den Rändern, namentlich hinten, und durch die durchsichtigen

Schwimmhäute ist die dunkle Tigerung des schwarz-grünen Tieres zu sehen, von dem die implantierte Knospenhälfte stammt. Abb. 2 der Taf. 4 zeigt ein ähnliches chimaerisches Endgebilde [T 129], das dadurch zustandegekommen ist, daß die kegelförmige weiße Knospe nicht streng zu ihrer Hauptachse halbiert, sondern etwas schief dazu ungefähr zur Hälfte rezisiert und ein dem entnommenen gleichendes schwarzes Stück implantiert worden ist. In beiden und ähnlichen Fällen sind die Chimaeren koordiniert funktionierende Extremitäten, die formal nicht mehr Atypien aufweisen, als sich immer bei Regeneraten finden. Auf die der äußeren Grenze entsprechende innere Trennung der Gewebe, die sich keineswegs nur auf das Integument beschränkt, sondern für alle der Knospe entstammenden Teile durchgängig ist, komme ich noch zurück.

Die Chimaeren aus der Kombination von Regenerationsknospen lehren, daß die im Knospenstadium kombinierten heterogenen Materialien ortsgemäße Gebilde durch vom Restbestand abhängige Differenzierung liefern. Quantitative Variationen der Kombination ergeben entsprechend zusammengesetzte Chimaeren, indem sich neben dem weißen Stammgewebe schwarze Sektoren finden. Die Knospenzellen unterliegen stets in solchem Maße den Einflüssen des Restbestandes, daß ihre Endgebilde den Regenerationsatypien gleichkommen. Wahrscheinlich braucht bis zum Knospenstadium auf das quantitative Verhältnis der Kombination nur beschränkte Rücksicht genommen werden. Die Kombinationen von vorderen und hinteren Knospen und die Blastemkombinationen, von denen bei den Mosaikchimaeren die Rede sein wird, lassen diesen Schluß zu. Die Bildung ist ihrer Art nach durch den Restbestand determiniert, sofern die ortsfremden mit den örtlichen Bildnern überhaupt gleiche Korrelationen eingehen.

Andere Verhältnisse treten bei der Kombination älterer Regenerationsstadien auf. Wird erst im Zustand der flachen Anlage oder gar zu Beginn der histogenetischen Differenzierung der Gewebsaustausch vorgenommen, so macht sich der Umstand geltend, daß bereits in sich bestimmte Bildungen in den verpflanzten Teilen im Gange sind. Die innige „Vereinigung“, welche dadurch zustandekommt, daß die heterogenen Bildner der gemeinsamen Korrelation mit dem Restbestand unterliegen, ist nicht mehr möglich. Es

entwickelt sich mit Ausnahme der Verwachsungsstellen ohne gegenseitige Bezugnahme von restierender und implantierter Anlage das, was eben vorhanden ist.

Zu den Versuchen dienen Geschwistertiere der vorigen von derselben allgemeinen Beschaffenheit. Auch die Operationstechnik ist die gleiche. Es wird beispielsweise 40 Tage nach Exartikulation der hinteren linken Extremität die flachen, flossenförmige Anlage, deren innere Differenzierung beginnt, bei einem weißen und schwarzen Tier die Hälfte längs der Extremitätenaxe und senkrecht zur Fläche abgetragen. Das schwarze Stück wird in die Lücke des weißen Restes eingepflanzt. Geringe, fast unvermeidbare Qualitätsdifferenzen und mangelhafte Zusammenfügung haben die auffälligsten Folgen, die sich allgemein nicht anders kennzeichnen lassen, als daß die Anlagenstücke trotz Verwachsung sich durch Selbstdifferenzierung ausbilden. Zudem gehen an freibleibenden Wundstellen Regenerationen vor sich. Es kommen daher partielle Vielfachgebilde, namentlich polyphalange Füße von stark atypischer Beschaffenheit zustande. Die Abb. 3 der Taf. 4 zeigt einen Fall *T 290*, bei dem das schwarze Stück nach der Implantation distal verschoben und nur teilweise angewachsen ist. Vielleicht war es auch von Anfang an etwas zu klein oder ist doch bis zur Herstellung der Säfteleitungen hinter dem Stammstück im Wachstum zurückgeblieben. Der kurze gedrungene Oberschenkel enthält nur einen Streifen schwarzen Gewebes. Im Unterschenkel setzt die Doppelbildung ein. Die Zehen sind teils rein weiß, teils chimaerisch, teils rein schwarz. Die Selbstständigkeit der Anlagenentwicklung hat die „Einheitlichkeit“ der Chimaere verhindert. Das Beispiel zeigt aber gerade den Weg auf dem Chimaeren entstehen, eben die bei Anlagenkombination nur noch teilweise mögliche, gemeinsame Korrelation. Der von der Regenerationsforschung bereits ermittelte distale Beginn der Anlagendifferenzierung und ihr proximales Fortschreiten wird durch die Erscheinungen bei der Chimaerenbildung bestätigt. Wird die Phalangenregion der in Differenzierung begriffenen Extremitätenanlage schief zur Extremitätenaxe gekappt und auf den weißen Stamm ein ungefähr entsprechendes schwarzes Stück desselben Bildungszustandes ohne besondere Rücksicht auf die Zusammenfügung der Gewebsschichten gepfropft, so entsteht eine chimaerische, polydaktyle Atypie. Die



Abb. 4 der Taf. zeigt einen solchen Fall *T 265*, der von der Mittelfußgegend an eine Sektorialchimaere darstellt. Einzelne Phalangen zeigen teils ganz, teils in Längsstreifen chimaerischen Charakter, während andere rein schwarz oder rein weiß sind, abgesehen von der stets vorhandenen, hier erst beginnenden Schwärzung der Zehenspitzen.

Die heteroplastische Kombination von Anlagen führt nur insoweit zur Chimaerenbildung, als sich darin noch Bildner finden, welche der Korrelation mit etwas außer ihnen, bei den Regenerationsprozessen mit dem Restbestand unterliegen. Imübrigen erfolgt Ausbildung des Veranlagten bei strenger Beschränkung auf die eigene Bestimmung. An sich stände nichts im Wege aus verschiedenen in sich formal gleich bestimmten, aber aus unterscheidbaren Geweben aufgebauten Anlagen künstlich „einheitliche“ Anlagen zusammenzufügen und ihrer Ausbildung entgegenzusehen. Freilich gelingt technisch dergleichen kaum. Außerdem ist eben die für die Chimaerenbildung notwendige Verschiedenheit eine typisch-spezifische, konstitutionale und deswegen auch eine auf alle Einzelheiten ausgedehnte formale Ubereinstimmung wohl nie vorhanden.

Neben dem Verlauf ihrer erstmaligen Entstehung wirft die Regeneration der Sektorialchimaeren nach Teilentnahme Licht auf ihre Zusammensetzung. Inbetracht kommen drei Versuchsgruppen: Exzisionen rein weißer oder rein schwarzer Gewebe und Amputationen chimaerischer Gebilde.

Die Exzisionen gleichartigen Gewebes, etwa Integument, Bindegewebs- und Muskelentnahme aus der weißen oder schwarzen Partie zeigen lediglich die anderweitig bekannten Ersatzbildungen. Sie spielen sich in gleichartigem Gewebe ab und Entnahme wie Ersatz klären lediglich über die Tiefe der betreffenden Gewebsart auf.

Die Amputation von Sektorialchimaeren zeigt zunächst auf dem Querschnitt die Zusammensetzung des Gebildes. Bereits am frischen Stumpfe ist die Verschiedenheit der Gewebsanteile erkennbar. So macht z. B. im Fall *T 129* (Abb. 2 der Taf.) nach Amputation dicht überhalb des Kniegelenkes das schwarze Gewebe ungefähr die Hälfte aus. Das Amputat liefert Material zur histologischen Untersuchung.

Am Stumpf beginnen alsbald Regenerationsvorgänge die sich völlig in dem bekannten Rahmen der wiederholten Ersatzbildung nach Wiederamputation von Endgebilden abspielen (siehe J. SCHAXEL, 1921, p. 63). Die Wundränder biegen sich ein. Der Stumpf wird überhäutet und ein Blastem gebildet. Die Knospe erscheint auch auf einem Stumpfe aus gleichviel weißem und schwarzem Gewebe „weiß“, d. h. sie läßt von Pigmentierung und Chromatophoren nichts erkennen. Das ist nicht verwunderlich; denn auch die Knospen bei rein schwarzen Tieren sehen farblos hell aus, weil die Chromatogenese erst mit der Histogenese einsetzt. In die Neubildung etwa eingesprengter gefärbter Detritus nimmt an dem Aufbau keinen aktiven Anteil. Völlig entsprechend treten beim Chimaerenregenerat erst auf der flachen Anlage zu Beginn der geweblichen Sonderung vereinzelte Chromatophoren auf. Sie beschränken sich auf die Seite der Neubildung, die dem Chromatophoren führenden Stumpfe aufsitzt. Mit fortschreitender histogener Differenzierung nimmt die Pigmentierung zu. Bei Verfolgung einzelner Regenerationen nach Chimaerenamputation zeigt sich, daß die Ersatzbildung mit dem vorausgehenden Gebilde so viel Übereinstimmung aufweist, als das eben bei Ersatzbildungen der Fall zu sein pflegt. Das Regenerat einer volar schwarzen und plantar weißen Chimaere ist wieder volar schwarz und plantar weiß. Im übrigen kommen die üblichen Atypien vor; denn die wiederholten Ersatzbildungen haben nicht in ihren jeweiligen Endgebilden, sondern in dem bleibenden Restbestand ihre grundlegende Bestimmung. In dem vorhin herangezogenen Fall *T 129* ist das Chimaerenregenerat vierzehig, während das Amputat fünfzehig mit verdoppelter Mittelzehenspitze war. Die Abhängigkeit vom Restbestand erhellt aber gerade in diesem Fall sehr deutlich. Die Amputation erfolgte dicht über dem Kniegelenk, wo zwar der Wundquerschnitt gleich viel schwarzes und weißes Gewebe aufweist, in den tieferen Schichten aber entsprechend der ursprünglichen Zusammensetzung der Chimaere der weiße Stamm über das schwarze Pfropfgewebe überwiegt (siehe Abb. 2 der Taf.). Unter den vom Restbestand für die Neubildung gelieferten Bildnern überwiegen daher die „weißen“. Das Regenerat ist wieder eine Chimaere. Jedoch ist der schwarze Anteil namentlich in den distalen Partien geringer geworden. Die tiefen Schichten sind überhaupt pigmen-

tärmer und im mittleren Teil der Zehen sind mehr Xantophoren als Melanophoren vorhanden, weswegen die Volarseite des Regenerats heller geworden ist, als sie es bei dem Implantat war.

Der histologische Befund vollausgebildeter Sektorialchimaeren

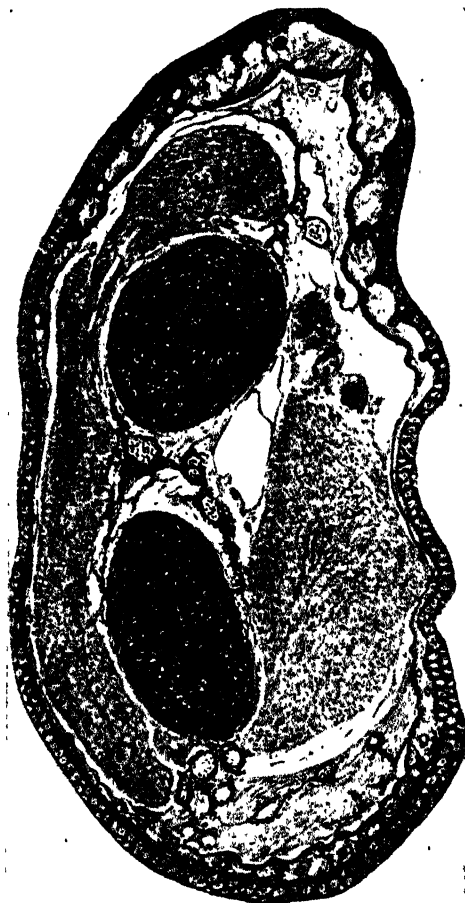


Abb. A. Distaler Querschnitt durch den als Sektorialchimaere [T 129] ausgebildeten linken Unterschenkel. Volare und seitliche Gewebe pigmenthaltig, plantare pigmentfrei. (Opt: ZEISS Obj: a\*, Ok. 4).

zeigt an Querschnitten die Grenzen der verschiedenartigen Gewebsektoren. In Textabb. A ist ein Querschnitt durch das Amputat der Chimaere T 129 (Abb. 2 der Taf. 4) wiedergegeben. Der Schnitt ist durch den distalen Teil des Unterschenkels geführt. Die knorpelige Tibia und Fibula und verschiedene Muskeln sind zu sehen. Auffällig ist das Verhalten des Integuments und des Bindegewebes, in denen das Pigment, soweit es vorhanden ist, tiefschwarz hervortritt. Die Chromatophoren erstrecken sich in dem Querschnitt von der linken unteren Ecke bis rechts in die Mitte der Seite. Darunter umgibt namentlich die Blutgefäße dichtes Bindegewebepigment. Etwa drei Viertel des Querschnitts erweisen durch ihr Pigment ihre Zugehörigkeit zur schwarzen Rasse. Der Rest ist

pigmentfrei, sowohl im Bindegewebe, wo die Umränderung der

Gefäße fehlt, wie im farblosen Korium, wo die Chromatophoren fehlen. Er entstammt der weißen Rasse. Textabb. B stellt einen Teil des Querschnitts im Gebiete des distalen Oberschenkels dicht oberhalb des Knies an der Grenze der schwarzen und weißen Gewebe dar. Man sieht das schroffe Aufhören der Pigmenteinlagerung und der Chromatophoren. In der Mitte des Bildes liegt ein Gefäß, von dessen bindegewebiger Hülle noch etwas mehr als die Hälfte



Abb. B. Teil aus dem distalen Querschnitt durch den Oberschenkel derselben Sektorialchimaere wie in Abb. A. Grenze der pigmenthaltigen und pigmentfreien Gewebe. (Opt: ZEISS Obj. A, Ok. 4).

pigmentiert ist. Gleich daneben und darüber befinden sich pigmentfreie Gewebe. Der Sektorialcharakter der Chimaeren geht deutlich aus dem Umstande hervor, daß die Gewebsgrenzen in den Querschnitten sich durch Linien ausziehen ließen, die im körperlichen Gebilde abgrenzenden Flächen entsprechen würden. Sie gehen bei Sektorialchimaeren, die durch Kombination von Regenerationsknospen hergestellt sind, mitten durch Organe und Organkomplexe

lediglich in Rücksicht auf die ursprüngliche Herkunft und Artzugehörigkeit der sie zusammensetzenden Gewebe.

## 2. PERIKLINALCHIMAEREN.

Bei den Periklinalchimaeren überlagern die Gewebsschichten verschiedenartiger Herkunft einander in der Weise, daß die äußeren Zellschichten der einen, die inneren der anderen Sippe angehören. Die Voraussetzungen für die Herstellung solcher Gebilde sind bei Tieren schwieriger zu schaffen als bei Pflanzen. Sie dürfen bei unseren Axolotln als erreicht gelten, wenn etwa ein weißes Tier oder ein Teil davon in schwarzer Haut steckt oder mindestens chromatophorenhaltige und pigmentierte Integumentschichten farblose überdecken. Natürlich gilt auch das Umgekehrte. Imfolgenden ist jedoch nur von der ersten Möglichkeit die Rede.

### a) *Durch Kombination von Regenerationsstadien hergestellte Periklinalchimaeren.*

Die Voraussetzungen für die periklinale Kombination von Regenerationsstadien sind in der Knospe nach Extremitätexartikulation gegeben, wo sich Zellschichten verschiedener Dichte kegelmantelartig überlagern. Die Technik des Experiments besteht darin, die derbe, meist mit Epidermalwucherungen besetzte Schicht von den zarten Innenschichten zu lockern und den Kern in der Schale durch einen anderen zu ersetzen. Lediglich das Stadium der Knospe taugt dazu, weder das vorausgehende äußerlich unregelmäßige und auch zu wenig konsistente Blastem noch die folgende Anlage. Der sehr schwierige Versuch ist mir bis jetzt nur ein einziges Mal bis zur völligen Ausbildung einer funktionierenden Extremität gelungen. Es handelt sich um die linke Hinterextremität aus weißem Binnengewebe in schwarzer Haut an einem schwarzen Tier. In Abb. 5 und 6 der Taf. 4 ist die linke Periklinalchimaere dem rechten unoperierten Fuß in der Aufsicht auf die Volarseite gegenübergestellt. Die Chimaere besitzt lediglich Epidermispigmentzellen und lichte Haufen von Melanophoren sowie zerstreute Xantophoren in den äußeren Koriumsschichten. Das pigmentfreie Binnengewebe, also die tieferen Koriumsschichten und alles Bindegewebe, sind farblos wie bei den weißen Axolotln. Man sieht, deshalb unter der Lupe das strömende Blut in den Gefäßen und schattenhaft das Skelett. Der rechte Fuß ist undurchsichtig und durch reichliche

schwarze Epidermiszellen, dichte Haufen korialer Melanophoren und Xantophoren und schwarzes Bindegewebepigment in der der dunklen Rasse eigentümlichen Weise schwarz-grün-gelb marmoriert.

Der Versuch ist deswegen sehr schwierig, weil es mit feinen Glas- und gebogenen Metallnadeln nur selten gelingt die Regenerationsknospen anzuhöhlen und unversehrtes Knospenbinnenge-webe in die Höhlung zu schieben. Meistens zeigt sich nach eini-ger Zeit, daß die behandelten Knospen zugrundegegangen sind und neue Ersatzbildungen vom Restbestand aus erzeugt werden. Im Falle T 198 wurde nach vorausgegangener Exartikulation der linken Hinterextremität am 22. November 1920 bei einem 110 mm langen schwarzen Tiere die periklinale Knospenkombination vorgenommen. Das weiße Material entstammt einem gleichgroßen, gleichvorbehandeltem Exemplar. Es trat zunächst eine Verlang-samung der Bildungsvorgänge ein, die erst am 20. Dezember wie-der deutlich weitergingen. Am 24. Januar 1921 war die noch völ-lig farblose Anlage ausgebildet. Im Verlaufe der Anlagendiferen-zierung traten die Chromatophoren auf. Am 11. Februar war die kleine, noch nicht funktionierende Extremität ausgebildet, deren lichte Färbung sie auffällig vom übrigen Körper abhob. Im Mai wurde der Größenausgleich erreicht und seit einem Jahr ist die Periklinalchimaere in normaler Funktion. In der diesjährigen Laich-perioden hat dass weibliche Tier mehrmals nach Paarung Eier ab-gelegt. Die Farbenverhältnisse sind innerhalb eines Jahres unver-ändert geblieben. Die histologische Untersuchung ist noch nicht erfolgt, weil ich das Unikum vorläufig nicht amputiert habe.

#### b) *Durch Pfropfsymbiose hergestellte Periklinalchimaeren.*

Die Aufpfropfung von Körperteilen oder von ganzen Larven auf andere, meist etwas größere dient durch die Herstellung eines gemeinsamen Kreislaufes und der damit erzielten innigen Verbin-dung der Komponenten der Erforschung des sogenannten Individuali-tätsproblems (siehe J. SCHAXEL, 1922). Auf den allgemeinen Fragen-zusammenhang wird hier nicht eingegangen, sondern nur die die Chimaerenforschung betreffenden Sonderfälle werden herausgegriffen.

Als geeignete Implantationsorte kommen Wundsetzungen inbe-tracht, die durch Exzision eines Lungenflügels oder eines Milzstückes geschaffen werden. Beidemale werden gefäßreiche Stammstellen

erschlossen und für das Implantat günstige Anwachsbbedingungen hergestellt. Leicht gelingt die Implantation wenige Tage geschlüpfter noch extremitätenloser Larven, die eben ihren Dotter resorbiert haben und etwa 10—15 mm lang sind, auf voll ausgebildete Larven von 100 mm Länge. Die Gefäßverbindung entsteht zwischen den Kiemengefäßen der kleinen „Parasiten“ und den Lungen-oder Milzgefäßen der großen „Autositen“. Als Lage für den Parasiten wird entweder „Schwanz nach außen“ oder „Kopf nach außen“ gewählt, d. h. es ragt aus dem Körper des Autositen die hinter oder vor den Kiemen, um die herum die Verwachsung stattfindet, gelegene Körperpartie frei hervor. Es befindet sich also, was für die Folge wichtig ist, von der Verwachsungsstelle aus jeweils ein Körperabschnitt unter verschiedenen Bedingungen. Daß die Operation gelungen ist, zeigt spätestens am zweiten Tage danach eine Stauungshyperämie im freien Körperteil an. Sie verschwindet nach einigen Tagen zugunsten der Einbeziehung des Parasiten in den Kreislauf des Autositen.

Die Entwicklung der Parasiten, die im Zustande regen Wachstums und vor Entfaltung aller Anlagen implantiert werden, weicht allgemein so weit von der typischen ab, als Raummangel die Entfaltung von Anlagen unterdrückt und die funktionale Ausgestaltung durch das Unterbleiben der Funktionsaufnahme fehlt. Außerdem bedingt die dauernde Zwangslage eigentümliche Körperverkrümmungen. Alle diese Mängel, die besonders die Extremitäten, das Skelett, die Muskulatur und den Intestinaltraktus betreffen, kommen für das Integument nicht inbetracht. Es zeigt, für sich betrachtet, beim Para- und Autositen gleiche Beschaffenheit, sofern beide derselben Sippe angehören.

Außer der homoplastischen Pfropfsymbiose gelingt auch die heteroplastische zwischen den beiden Farbrassen des Axolotls. Sie bilden den Ausgang von Periklinalchimaeren, indem der Außen- teil des Parasiten chimaerischen Charakter annehmen kann, wenn weiße Larven auf schwarze gepfropft werden.

Die Implantation der kleinen weißen Larve mit ihrer Kiemenregion in die Milzregion der großen schwarzen Larve bedingt bei beiden Tieren zur Herstellung der Verbindung der tieferen Gewebe und vorallem der Blutgefäße auch die Öffnung der Körperdecken. Die Integumente verwachsen nun besonders schnell. Schon nach einigen Stunden gehen die beiderseitigen Epidermis- und Koriumblasteme in einander über. Der kleine Parasit hat, so bald er

überhaupt ernährt wird, anfangs eine größere Wachstumsgeschwindigkeit wie der große Autosit. Zugleich beschleunigt die Berührung der beiderseitigen Wundflächen die Zellproliferation <sup>1)</sup>. Dadurch kommt mehrschichtiges schwarzes Hautblastem auf den weißen Parasiten zu liegen und wird bei seinem Längenwachstum dauernd von seiner Ursprungsstelle wegbefördert. Da die mit dem Schwanz nach außen gelagerten Parasiten stärkeres Wachstum zeigen als die umgekehrten, so ist ihre schwarze Überhäutung deutlicher. Dagegen lassen wieder die mit dem Kopf nach außen implantierten Larven das über viele Monate ausgedehnte Vorrücken der schwarzen Überdeckung allmählich in seinen Einzelheiten verfolgen.

Die „schwarz“ überhäuteten Parasiten ergeben zum Teil totale Periklinalchimaeren. Alles, was von der Implantationsregion nach außen liegt und später dort noch gebildet wird, einschließlich etwaiger Regenerationen, ist chimaerisch. Um so auffallender heben sich davon die im Inneren des Autositen liegenden Körperteile des Parasiten ab, die sich als rein weiß ohne eine Spur von Pigment zeigen, wenn der Parasit herausgenommen wird. Es hängt das mit der Art der Überhäutung zusammen, die eben in der Mitnahme einer wirklichen Überdeckung des Parasiten bei seinem Wachstum besteht. Was aus dem Parasiten nach seiner Herausnahme wird, läßt sich nicht verfolgen, da er als Akardier allein lebensunfähig ist.

Daß die Färbung des weißen Pflopfsymbionten auf dem schwarzen Stamm durch Überziehung mit gefärbter Stammhaut zustandekommt, geht ausser aus dem Verlauf seiner Entstehung aus dem Verhalten bei der Regeneration und aus der histologischen Untersuchung hervor. Ich möchte trotzdem eine irrtümliche Deutung erwähnen, an die ich bei der ersten Herstellung heteroplastischer Pflopfsymbionten selbst kurze Zeit gedacht habe. Da die Vererbungsforscher die Farblosigkeit einem erst bei der freischwimmenden Larve wirksam werdenden Hemmungsfaktor zuschreiben, der die Teilungs- und Bildungsfähigkeit der ursprünglich vorhandenen Chromatogenzellen zum Stillstand bringt, liegt die Annahme nahe, die Durchströmung der weißen Tiere mit dem Blute schwarzer möchte

1) Was G. HABERLANDT seit 1902, zuletzt 1922, über Zellteilungshormone und ihre Beziehungen zur Wundheilung bei Pflanzen ausführt, findet in den Regenerations- und Transplantationsversuchen am Axolotl für das tierische Objekt mannigfache Bestätigung. Ich komme anderorts darauf zurück.



jenen die zur Pigmentweiterbildung nötigen Enzyme liefern, also die „schwarzen“ ersetzen und die Färbungshemmung aufheben. Es lägen dann Modifikations-Pfropfbastarde vor, bei denen in einer einigermaßen überblickbaren Weise die Unterlage das Reis dauernd spezifisch verändert hätte. Diese Vermutung bestätigt sich nicht. Daher bleibt es auch weiter dabei, daß wir Modifikations-Pfropfbastarde bis jetzt nicht kennen.

Die ausgebildete Periklinalchimaere zeigt ihre Eigenart, wenn sie mit der reinen gefärbten und farblosen Rasse verglichen wird. Am besten eignet sich dazu der breite Ruderschwanz der Tiere. Bei der Betrachtung in der Aufsicht ist bei den schwarzen Tieren die Färbung so stark, daß im Gebiet der Wirbelsäule der Schwanzmitte von der inneren Organisation nichts zu sehen ist. Bei binokularer Betrachtung (Zeiss Objektive  $\alpha_0$ , Okulare 2) heben sich die schwarzen Epidermispigmentzellen scharf von den tiefer liegenden Chromatophoren des Koriums ab. Die Melanophoren liegen in zusammenfließenden Nestern beisammen. Dazwischen und daneben befinden sich die Xantophoren. Abb. 7 der Taf. 4 gibt einen Ausschnitt aus einem solchen Bild. Der Anblick der Chimaere unter gleichen Bedingungen ist ein erheblich anderer. Die farbstoffführenden Schichten sind dünner und ärmer an Farbe. Man sieht deshalb die Wirbelsäule und die roten Blutgefäße, überhaupt die rosa scheinenden Binnengewebe, durchschimmern. Zu Abb. 8 der Taf. 4 ist entsprechend der Abb. 7 [T 214] der chimaerische Schwanz eines Pfropfsymbionten gewählt. Ganz zur schwarzen Rasse gehört die Epidermis. Die Zahl der Pigmentzellen steht deswegen hinter der typischen nicht zurück. Das Korium ist nur in den äußeren Schichten vom Autositen geliefert. Daher sind die Chromatophoren gering an Anzahl. Die Xantophoren sind als gelbe Fleckchen erkennbar. Die zerstreuten Melanophoren vermögen lediglich noch die Erscheinung des trüben Mediums hervorzurufen. Infolgedessen sieht das Gewebe in der Aufsicht stellenweise bläulich aus. Der Schwanz der farblosen Tiere ist trüb-durchsichtig und erlaubt die Einstellung des Mikroskops auf verschiedene Tiefen.

Die Überlagerung des Parasiten mit Wirtsgewebe ist verschieden sowohl in den einzelnen Fällen wie nach den Körpergegenden. Maßgebend ist die anfängliche Verschiebung der Stammhaut auf

das Reis und die Wachstumsgeschwindigkeit des Reises. Es kommt eben darauf an, ob die Ausgangslage für die Mitnahme von Deckgewebe günstig ist, und ob viel mitgenommen wird, ehe der Parasit sich selbst derb behäutet. Der zweite Umstand ist für die Überhäutung hinderlich. Deswegen und wegen des langsamen Eigenwachstums haben die mit dem Kopf nach außen gelagerten Implantate bis jetzt nur partielle Periklinalchimaeren ergeben. Die Chimaere umfaßt eine mehr oder minder breite Zone, aus welcher der weiße Kopf teilweise noch hervorragt. Ein Beispiel langsamer Chimaerisation sei mit Daten belegt. Die Einpflanzung der frisch geschlüpften weißen Larve in die rechte Lungenwunde des 115 mm. langen schwarzen Tieres erfolgte am 8. Dezember 1920. Erst vom 27. Januar 1921 an vergrößerte sich die hervorragende Kopfreion erheblich. Allmählich entsteht am Einwachsungsrand eine kragenförmige Umwallung. Von hier aus schiebt sich im Februar und März die gefärbte Haut vor. Innerhalb Jahresfrist überzieht sie stehengebliebene Kiemenstummel und dringt nach dem Vorderkopf vor. Im Mai 1922 erreicht sie die Augen und ihr Außenrand hebt deutlich stufenartig an. Der Vorgang setzt sich weiter fort. Der Autosit ist inzwischen 220 mm. lang geworden. Der Parasitenkopf hat nur den Umfang eines kaum halbsogroßen Tieres erreicht, wächst aber ebenfalls noch weiter.

Die Parasiten regenerieren exzidiertes Integument, amputierte Extremitäten und Schwänze, wahrscheinlich noch mehr nach Maßgabe ihres Bestandes, wenn sie darauf geprüft werden. Die Ersatzbildungsvorgänge zeigen keinerlei Besonderheiten. Die Periklinalchimaeren verhalten sich wie die anderen Parasiten.

Wird durch senkrecht zur Längsaxe verlaufenden Schnitt das letzte Schwanzdrittel einer Periklinalchimaere amputiert so entsteht ein farbloser Saum aus Blastemzellen, der sich verbreitert. An der Wirbelsäule findet sich die stärkste Zellanhäufung, die Knospe der Ersatzbildung. Mit ihrer Vergrößerung erfolgt die innere Gliederung und histogenetische Differenzierung bei andauerndem Spitzenwachstum. Die Neubildung zeigt die Parallelisierung der einwachsenden Gefäße, die für die Schwanzregeneration kennzeichnend ist (siehe J. SCHAXEL, 1921, p. 28). Erst mit der geweblichen Sonderung treten wieder Epidermispigmentzellen und Chromatophoren

auf, deren Anlagen sich eben entfalten. Die Ersatzbildung bleibt etwas heller als der Restbestand, wohl weil die Bildner zum größeren Teil den tiefen farblosen Schichten entstammen.

Regenerationen anderer Organe, auch an Kopfschimaeren, lehren nichts Neues. Sie werfen nur alle Licht auf den Schichtenbau der Gebilde.

Die Histologie der Periklinalchimaeren sei an dem Beispiel

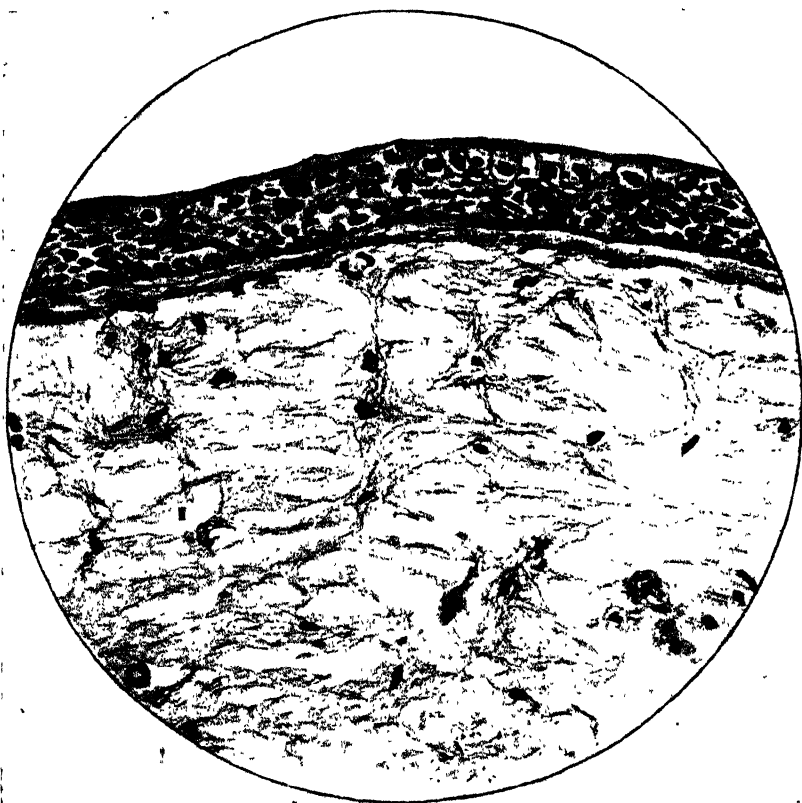


Abb. C. Teil aus dem Querschnitt durch das seitliche Integument des letzten Schwanzdrittels bei der weissen Axolotlrasse. Chromatophoren fehlen völlig. (Opt: ZEISS Obj. D, Ok 2).

*T 214* (Abb. 8 der Taf. 4) erläutert. Es handelt sich um einen chimaerischen Parasiten weißbrassiger-Herkunft auf schwarzem Autositen (siehe S. 354). Wir vergleichen Schnitte durch das In-

tegument des letzten Schwanzdrittels. Textabb. C zeigt die weiße Rasse, bei der unter der Epidermis im Korium Chromatophoren völlig fehlen. Textabb. E stellt dasselbe bei der schwarzen Rasse dar. Unmittelbar unter der Epidermis liegen Chromatophoren dicht neben einander und mit ihren Ausläufern in einander verflochten,

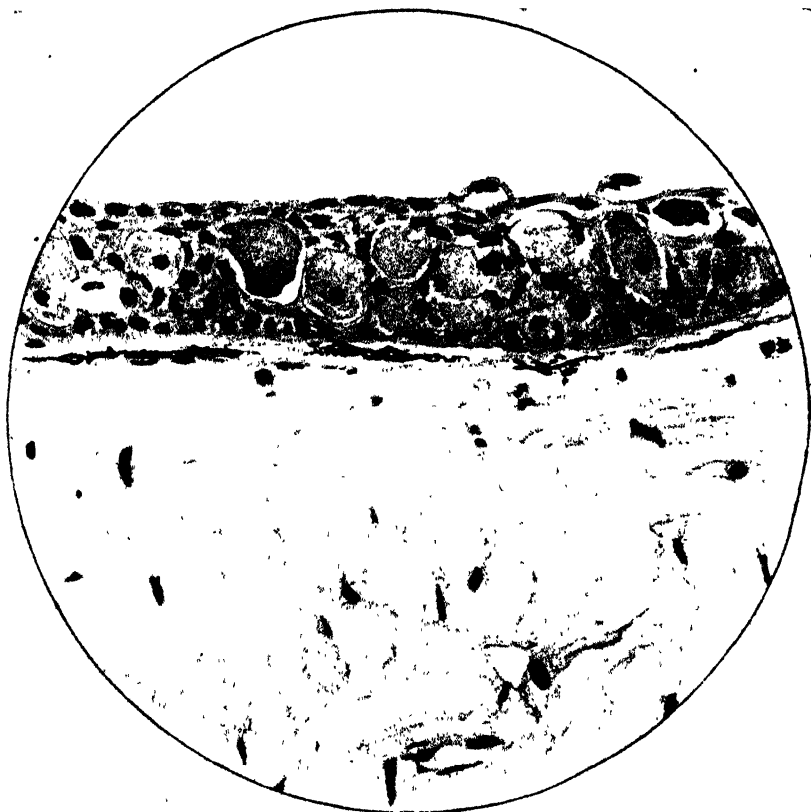


Abb. D. Der Abb. C entsprechender Querschnitt durch das Schwanzintegument einer Pfropfperiklinalchimaere. Zwischen Epidermis und Korium liegt eine einzellige Lage von Chromatophoren. Die Epidermis enthält zahlreiche grosse Schleimzellen, wie sie an der Implantationsregion des Autositen vorkommen.

andere erstrecken sich in die Tiefe des Koriums. Die Epidermis der schwarzen Rasse ist derber als die der weißen. In der zum Schnitt gewählten Schwanzgegend liegen in der mehrschichtigen Epidermis nur vereinzelte, kleine Schleimzellen. Textabb. D ist

der genannten Chimaere entnommen. Das Korium zeigt in seinen Binnenteilen die Verhältnisse der weißen Rasse. Es fehlen die zerstreuten Chromatophoren. Dagegen liegen dicht unter der Epidermis flach ausgebreitete Chromatophoren, die vom Schnitt dem kurzen Durchmesser nach getroffen sind und deswegen weniger

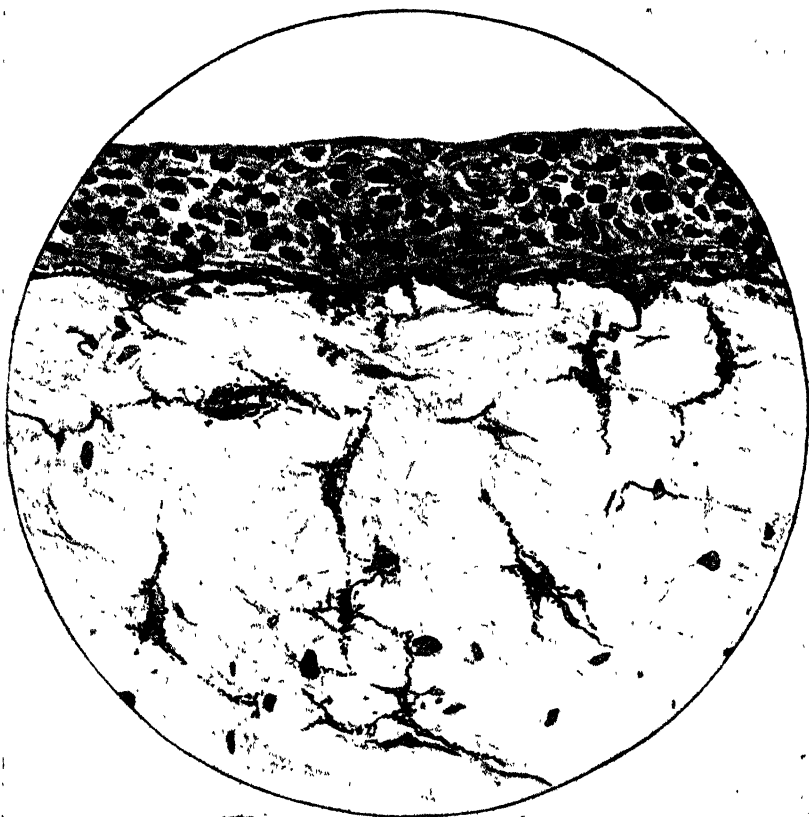


Abb. E. Der Abb. C. entsprechender Querschnitt durch das Schwanzintegument der schwarzen Axolotlrasse. Zahlreiche Chromatophoren im Korium. auffallen als in der Aufsicht (Abb. 8 der Taf. 4). Eigenartig ist die Epidermis. Sie ist reich an großen Schleimzellen, wie sie sonst an der seitlichen Körperwand vorkommen. Daher stammen sie in diesem Fall auch. Der auf die Milz implantierte, auswachsende Parasit hat von dem Autositen die äußere Koriumschicht mit ihren Chromatophoren und die Körperwandepidermis mitge-

nommen. Der histologische Befund bestätigt die Entstehungsgeschichte der durch Pffropfsymbiose hergestellten Periklinalchimaeren.

### 3. MOSAIKCHIMAEREN.

Bei den Mosaikchimaeren setzen Zellgruppen verschiedenartiger Herkunft ein mehr oder minder einheitliches Gebilde zusammen ohne die durch ihren Ursprung bedingten Eigenschaften zu verlieren. Lediglich die Lage und gegenseitige Zuordnung wird von der gemeinsamen Bildung bedingt. Liegen Gebilde vor, in denen Gewebe der schwarzen und weißen Axolotlrasse durcheinander gesprengt sind, so handelt es sich um Mosaikchimaeren.

Für die Herstellung von Mosaikchimaeren kommt weder die Kombination von Regenerationsknospen noch die Pffropfsymbiose in Betracht. In beiden Fällen weisen die Bildner bereits zu viel Ordnung der Lage auf, als daß die bunte Mischung der Komponenten noch möglich wäre. Sie setzt einen Zustand der Bildner voraus, in dem über ihr formbedingendes Lageverhältnis noch nichts entschieden ist und sie zugleich etwa eintretenden formgebenden Wirkungen zugänglich sind. Beides ist hinsichtlich der Regenerationsstadien im Blastem der Fall. Dort geht die Anhäufung und Mehrung indifferenter Zellen vor sich, ehe weitere Vermehrung, Umordnung und Differentiation einsetzt. Wir vermuten, daß die Zellverlagerungen des Blastems sich als gerichtete, vom Restbestand abhängigen Bewegungen vollziehen. Wahrscheinlich sind die im Blastem sich sammelnden Elemente in Ordnung begriffen (siehe J. SCHAXEL, 1921, p. 79.)

Mosaikchimaeren lassen sich dementsprechend durch Blastemkombination erzeugen. Es sind bis jetzt aber auf diesem Wege nur kleine Einsprengungen schwarzen Gewebes in weiße Regenerate gelungen, weil im Stadium des Blastems die Lieferung von Bildnern durch den Restbestand so rege ist, daß die Implantate bereits vor fester Einwachsung durch nachdrängendes bodenständiges Gewebe beiseitegeschoben werden. Ungünstig für die Blastemimplantation ist ferner, daß die Wundsetzung der Blastementnahme die örtliche Zellteilung anregt und dadurch erst recht das durch die Übertragung immerhin etwas geschädigte Implantat in seinem Bildungsvermögen zurücksetzt. Mischblasteme entstehen noch auf andere Weise. Bei heteroplastischer Implantation von Anlagen, gegliederten

Ersatzbildungen und ausgebildeten Extremitäten auf Exartikulationsstellen kommt es vor, daß nach anfänglicher Einheilung die geordnete Weiterbildung gewährleistende Beziehungsaufnahme des Reises mit der Unterlage ausbleibt. Es setzt zwar Zirkulation in vereinzelter Gefäßen ein; sie bleibt aber unzulänglich oder führt zur Stauung im Implantat. Im Verlaufe von Wochen tritt dann eine allmähliche Reduktion der Implantate ein, ohne daß Pilzinfektionen oder Nekrosen auftreten. Die Implantate werden durch Einschmelzung und Resorption ihrer Zellen rückgebildet, wobei indifferente, weiterbildungsfähige Elemente übrigbleiben. Schreitet der Organismus an den Reduktionsorten zu Neubildungen, so entstehen Blasteme aus Bildnern, die teils vom eigentlichen Restbestand, teils von den Implantatredukten herrühren. Sie sind Mischblasteme, in denen verschiedenartige Bildner vorhanden sind und zugleich denselben Korrelationen bei der einsetzenden Ersatzbildung unterliegen. So kommen Mosaikchimaeren von äußerlich einheitlicher Gestalt und heterogenem Gewebsinhalt zustande.

Der Verlauf ist an einem Beispiel (*T 327*) kurz folgender: Am 28. Dezember 1921 sind bei einem 140 mm. langen weißen Tiere die beiden linken Extremitäten exartikuliert und schwarze Regeneratanlagen implantiert worden. Bereits am 30. Dezember besteht Stauungshyperämie. Am 9. Januar 1922 setzen mit dem Aufhören der Hyperämie reduktive Vorgänge ein, die sich schubweise fortsetzen. Schon am 12. Januar sind die Phalangenanlagen verschwunden, am 7. März nur noch ungegliederte Stümpfe vorhanden, die sich weiterhin abflachen. Am 15. April beginnen vorn und hinten deutliche Neubildungsvorgänge, die rasch zunehmen. Am 24. April sind gescheckte Anlagen vorhanden, aus denen am 15. Juni kleine als Mosaikchimaeren anzusprechende funktionierende Extremitäten geworden sind.

Bei den Mosaikchimaeren aus Implantatredukten unterlaufen zuweilen Mißbildungen, die über die Variationsbreite der Regenerationsotypen weit hinausgehen. Sie deuten als anscheinend regellose Wucherungen auf das Unterbleiben der korrelativen Beeinflussung der Neubildung durch den Restbestand hin und erinnern an die *parasitären Bildungen, die nach Implantation von embryonalen und von kultivierten Geweben entstehen* (siehe J. SCHAXEL, 1922, p. 517).

#### 4. CHIMAEREN- UND VERERBUNGSFORSCHUNG.

Auf die vielseitige Bedeutung der Chimaerenforschung als Methode der experimentellen Biologie hat bereits 1914 H. WINKLER vom Standpunkt des Botanikers aufmerksam gemacht. Unter den Zoologen hat H. SPEMANN neuerdings die Entwicklungsphysiologie durch die Chimaerenforschung verheißungsvoll bereichert. Mir selbst verschaffen die Chimaeren Aufklärung über die Determination der Regeneration hinsichtlich des Anteils der zu Beginn des Vorgangs vorhandenen Bildner an der Ersatzbildung und ihrer Potenzen und Korrelationen.

Die vererbungstheoretische Bedeutung der Chimaeren sieht H. WINKLER (1914, p. 17) darin, daß die miteinander vereinigten und ernährungsphysiologisch von einander abhängigen Sippen ihre spezifische Eigenart bewahren. Er erblickt dadurch einen der besten Beweise dafür, „daß der Genotypus durch die Lebenslage nicht verändert wird“. In derselben Richtung liegt das Beharren der Arteigenheit der Gewebe, die von genotypisch verschiedenen Axolotlsippen stammend formal einheitliche Organe zusammensetzen und in ihnen zu einheitlicher Funktion verbunden sind.

Bei den Chimaeren, die durch Blastem- oder Knospenkombination hergestellt sind, bleibt die Spezifität der Zellen, die ihren die Farbstoffbildung betreffenden Stoffwechsel betrifft, unbeeinflusst davon, daß die Gesamtbildung in Abhängigkeit von einem Organismus sich vollzieht, der zu der einen der beiden in der Chimaere vereinigten Elementararten gehört. Die ererbte Eigentümlichkeit erweist sich also biochemisch außerordentlich widerstandsfähig.

Bei der Kombination von Regenerationsstadien handelt es sich um Abkömmlinge von Zellen, die bereits während der vollen Ausbildung des immerhin noch wachsenden Körpers in den genotypisch verschiedenen Sippen verweilt haben. Auch bei den durch Pfropfsymbiose erzeugten Periklinalchimaeren, die man gern als Pfropfbastarde ansprechen wird, zeigen die den Parasiten überlagernden Gewebe des Autositen weder eine Beeinflussung durch ihre Unterlage noch wird der Parasit, der ja vom Blute des Autositen durchströmt wird und sich in völliger Stoffwechselabhängigkeit von ihm befindet, hinsichtlich des Chromatophorencharakters irgendwie verändert. Anders verhalten sich allerdings die Sexualdifferenzen bei



Pfropfsymbiose, von denen im Anschluß an Parabioseversuche andernorts gehandelt werden soll. Ferner nehmen hinsichtlich der gegenseitigen Beeinflussung weit jüngere Stadien als die zur Chimaerenerzeugung verwendeten eine besondere Stellung ein. Sie sind hier ebenfalls außer Betracht gelassen.

Einstweilen mögen die Chimaeren als Stütze für die Annahme konstanter Elementareigenschaften gelten, die beharrlich sich durch die Generationen hinziehen und aus deren Mosaik der jeweilige Zustand des Organismus sich ergibt. Zugleich führt die Chimaerenforschung von der bloßen Erblichkeitsstatistik zu der entwicklungsgeschichtlichen Eigenschaftsanalyse im Sinne V. HAECKER's, indem sie die zu den Endzuständen führenden Zwischenvorgänge aufdeckt. Die dabei auftauchenden biochemischen Fragen schneiden zugleich vererbungsphysiologische Probleme an, deren Bearbeitung zur Lösung des Rätsels von Organisation und Konstitution beizutragen geeignet ist.

#### ERKLÄRUNG DER ABBILDUNGEN AUF TAFEL 4.

Die Abb. 1—4 sind nach dem narkotisierten lebenden Tier bei Lupenvergrößerung, die Abb. 5—8 ebenso mit dem Zeiss'schen binokularen Mikroskop gezeichnet und zum Zwecke der Wiedergabe verkleinert.

Abb. 1. Sektorialchimaere durch Kombination von halben Regenerationsknospen parallel zur Kegelaxe ein Jahr nach der Operation, Linkes Hinterbein. Ansicht von unten. [*T 197, 11 XI 21*].

Abb. 2. Sektorialchimaere durch Kombination von Regenerationsknospen schief zur Kegelaxe ein halbes Jahr nach der Operation. Linkes Hinterbein. Ansicht von unten seitlich bei rückwärts gerichteter Plantarfläche des Fußes. [*T 129, 17 XI 21*].

Abb. 3. Stark atypisches Mehrfachgebilde (Polyphalangie) mit partialchimaerischem Charakter nach Kombination von Anlagen fünf Monate nach der Operation. Rechtes Hinterbein. Ansicht von oben. [*T 290, 24 XI 21*].

Abb. 4. Chimaerische, polydaktyle Atypie nach einer schwarzen Phalangenanlage auf eine gekappte weiße Extremitätenanlage fünf Monate nach der Operation. Linkes Hinterbein. Ansicht von unten. [*T 265, 22 XI 21*].

Abb. 5. Periklinalchimaere eines weißen Knospenkerns in eine schwarze Knospenhülle ein einhalb Jahre nach der Operation. Linker Fuß. Ansicht von oben. [*T 198, 19 V 22*].

Abb. 6. Rechter normaler Fuß desselben Tieres wie Abb. 5 zum Vergleich mit der Chimaere.



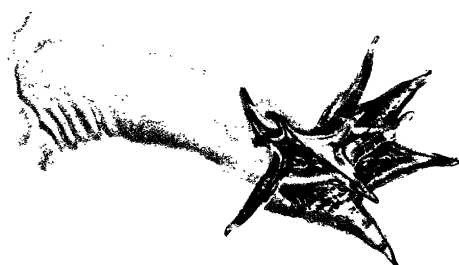
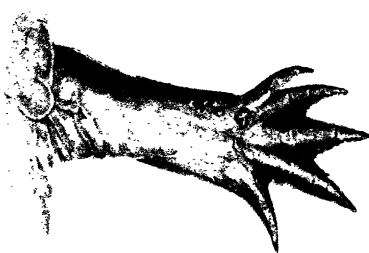
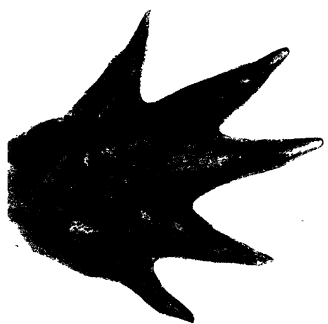




Abb. 7. Aufsicht auf die Haut in der Gegend der Wirbelsäule der letzten Schwanzdrittels eines 200 mm. langen Axolotls zum Vergleich mit der Periklinalchimaere Abb. 8.

Abb. 8. Aufsicht auf die Haut in der Gegend der Wirbelsäule des letzten Schwanzdrittels einer durch Pfropfsymbiose hergestellten Periklinalchimaere. Die farblosen Binnengewebe und die Blutgefäße, auch die längs der Wirbelsäule quer durch das Bild laufenden Hauptgefäße schimmern durch. 11 Monate nach der Implantation des Parasiten auf die Milz des Autositen. [T 214, 26 XI 22].

#### VERZEICHNIS DER ZITIERTEN LITERATUR.

- BAUR, E., 1919, Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 3. und 4. Aufl. Berlin, Gebr. Bornträger, 410 p., 142 Textfig., 10 Taf.
- HABERLANDT, G., 1922, Über Zellteilungshormone und ihre Beziehungen zur Wundheilung, Befruchtung, Parthenogenese und Adventivembryonie; in: Biol. Zentralbl., Vol. 42, p. 145—172.
- HAECKER, V., 1918, Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse (Phaenogenetik). Jena, G. FISCHER, 344 p., 181 Textabb.
- SCHAXEL, J., 1921, Untersuchungen über die Formbildung der Tiere. Erster Teil: Auffassungen und Erscheinungen der Regeneration. SCHAXEL's Arb. a. d. Geb. d. exp. Biol. H. 1, 100 p., 30 Textfig.
- Derselbe, 1922, Über die Natur der Formvorgänge in der tierischen Entwicklung; in: Arch. f. Entw.-mech., Vol. 50, p. 498—525, 24 Textfig.
- SPEMANN, H., 1919, Experimentelle Forschungen zum Determinationsproblem; in: Naturw., Vol. 7., p. 581—591, 39 Textfig.
- Derselbe, 1921, Die Erzeugung tierischer Chimaeren durch heteroplastische embryonale Transplantation zwischen *Triton cristatus* und *taeniatus*; in: Arch. f. Entw.-mech., Vol. 48, p. 533—570, 24 Textfig.
- TAUBE, E., 1921, Regeneration mit Beteiligung ortsfremder Haut bei Tritonen; in: Arch. f. Entw.-mech., Vol. 49, p. 269—315, tab. 3—5.
- WINKLER, H., 1912, Untersuchungen über Pfropfbastarde. I. Jena, G. FISCHER. 186 p., 2 Textfig.
- Derselbe, 1914, Die Chimaerenforschung als Methode der experimentellen Biologie; in: Sitzungsber. d. phys.-med. Ges. Würzburg, Jahrg. 1913, 23 p.

## L'HYBRIDISME DANS LA GÉNÈSE DES RACES DOMESTIQUES D'OISEAUX

par M. ALEXANDRE GHIGI (Bologna, Italie).

La question de l'origine des races domestiques d'animaux est une des plus intéressantes de la Génétique, parce qu'elle fournit les seuls documents qui puissent nous donner une idée des causes déterminantes et des procès qui accompagnent la formation de nouvelles espèces.

Bien le comprit DARWIN, qui tira des variations des animaux et des plantes à l'état domestique la preuve expérimentale de l'évolution actuelle. Bien qu'il ait pensé que plusieurs races domestiques de mammifères dérivent de croisements causés directement par l'homme entre des espèces sauvages, ou entre des races domestiques descendues d'espèces sauvages distinctes, pour ce qui regarde les oiseaux, il est partisan de la monogénèse. Ainsi, selon DARWIN, toutes les races domestiques de poules et de pigeons descendent respectivement du *Gallus Gallus* (L.) = *bankiva* Temm. et de la *Columba livia*.

Les raisons sur lesquelles DARWIN a fondé son opinion se rattachent principalement, pour ce qui regarde les poules, à une prétendue infécondité des hybrides entre les races domestiques et les autres espèces sauvages, différentes de *Gallus bankiva*. Pour ce qui regarde les pigeons, en partie à ce qu'on appelle l'atavisme, qui reconduit au type *livia* les hybrides entre plusieurs races domestiques différentes et en partie à d'autres caractères morphologiques qui, présents dans les espèces sauvages différentes de la *Columba livia*, ne se trouveraient jamais dans les races domestiques.

J'entends résumer ici les résultats de mes expériences à ce sujet, en ajoutant quelques observations ultérieures faites par moi au sujet de la valeur de l'hybridation dans la génèse des races

domestiques, et, par conséquent, de celle de espèces. Mais il est nécessaire que je fasse d'abord quelques considérations sur la domesticité.

Que tous les animaux, en rapport avec le développement de leurs qualités psychiques, soient plus ou moins susceptibles d'être apprivoisés et dressés, c'est chose bien connue. Mais autre chose est le dressage d'un individu, fondé sur l'habitude contractée d'exécuter des actes déterminés par l'association mnémonique de la nourriture, de la boisson, ou d'une punition, et autre chose est l'apprivoisement d'une espèce ou d'une race entière qui vit en symbiose mutualiste avec l'homme.

Pour que cela arrive, une condition, est nécessaire chez les oiseaux: la sédentariété, qui peut-être éthique ou physiologique. L'on a la première lorsque l'espèce, non seulement est privée de l'instinct migratoire, mais est attachée au lieu natif, et, surtout, à l'abri nocturne. L'on a la deuxième lorsque l'espèce ou la race, pour des causes congénitales ou acquises, est incapable de voler.

Pendant une vingtaine d'années j'ai tenté d'élever en pleine liberté certaines espèces de Fasianidés, parmi celles qui se montrent le moins sauvages en esclavage, et qui appartiennent aux genres *Gennaeus*, *Catreus*, *Diardigallus*, *Crossoptilon*, *Chrysolophus*, et j'ai vu que, lorsque les jeunes ont atteint leur complet développement, il surgit en eux un instinct erratique, par lequel ces animaux changent tout à coup d'habitudes, fuient l'homme, s'éloignent de la maison, et ne reviennent plus. Ce phénomène se manifeste spécialement aux changement de saison: en automne avancé et au commencement du printemps. S'il n'y avait pas cet erratisme, l'on ne comprendrait pas comment le faisan doré et le faisan argenté, qui depuis des siècles se reproduisent en esclavage, ne soient pas devenus domestiques dans nos fermes. Et l'on doit à cet erratisme si d'autres formes surgissent par hybridation dans les lieux où deux espèces distinctes viennent en contact entre elles. (1)

Erratisme et sédentariété semblent constituer une couple de

1) Ghigi, A. L'ibridismo nella genesi delle specie sistematiche animali. Atti Soc. Ital. Progresso Scienze, Riunione Genova, 1912.

— — Ricerche di sistematica sperimentale sul genere *Gennaeus* Wagler. Mem. R. Accad. Scienze di Bologna, 1909.

caractères antagonistes qui suivent peut-être, dans leur hérédité la règle de la séparation.

J'ai expérimenté le croisement entre des Pintades domestiques (*Numida meleagris*) et *N. ptilorhyncha*, importées de l'Erythrée. Cette espèce est erratique, mais aussi, comme toutes les Pintades, monogame au temps des amours. Ce qui fait que si j'ai pu obtenir que quelques exemplaires ne se dispersent pas et se reproduisent, ce fut seulement en unissant un exemplaire sauvage de *ptilorhyncha* avec un domestique de *meleagris*. Successivement j'ai aussi obtenu plusieurs recroisements même en liberté; mais à la fin de l'automne les jeunes troupeaux, et même les couples adultes, au moment de la reproduction, manifestaient la tendance à perlustrer et à occuper un espace déterminé pendant un temps très court, et ils finissaient par s'éloigner définitivement, en se dispersant. Dans un des mes ouvrages monographiques, publié en 1911 (1) j'ai démontré que dans les générations successives au premier croisement entre ces deux espèces de pintades, leurs caractères distinctifs peuvent réapparaître combinés en corrélation différente de celle persistante chez les parents, et même unis aux caractères intermédiaires apparus en  $F_1$ . J'ai aussi indiqué quels caractères intermédiaires et quelles nouvelles corrélations constituent le distinctif des races géographiques, considérées par les ornithologistes comme des espèces distinctes. Le caractère spécifique de la *ptilorhyncha* est dans la touffe de papilles cornées, extrêmement longues et abondantes chez la forme *somaliensis*, qui couvrent les narines à la base de la mâchoire supérieure; ce caractère s'atténue dans les hybrides qui ont des bourgeons charnus plus ou moins gros, mais il ne disparaît pas; l'on peut présumer que toutes les formes sauvages à narines bourgeonnantes y compris la *papillosa* du désert de Kalahari, aient eu une origine hybride, par l'effet d'incursions de la *ptilorhyncha*. Tout cela donne aussi la persuasion que la *Numida ptilorhyncha* n'a pas contribué à la formation de la Pintade domestique.

La *Numida meleagris* est caractérisée entre toutes ses congénères par la présence d'un collier de plumes violacées immaculées.

1) Ghigi, A. Ricerche sistematiche e sperimentali sulle Numidinae. Mem. R. Accad. Scienze di Bologna, 1911.



Ce collier se transmet en mesure intermédiaire aux hybrides F<sub>1</sub>. Or, il arrive parfois, bien que rarement, de rencontrer des exemplaires de Pintades domestiques sans collier vineux avec des plumes noires perlées de blanc. Ceci pourrait être un indice que dans la génèse de la race domestique ait eu part aussi une autre espèce, différente de la *meleagris*; et celle-ci pourrait être la *coronata*, de grande taille, avec grand casque corné, et sans collier vineux. Les pintades domestiques sont de taille plus grande, et ont le casque corné beaucoup plus grand que celui possédé par la *meleagris* sauvage.

\* \* \*

Pour ce qui regarde les poules j'ai constaté la fécondité des hybrides entre plusieurs races domestiques et le *Gallus sonnerati*. Ainsi j'ai eu des produits avec des poules *bantam* de type *bankiva*, avec des métis entre Java et Poules de Padoue et avec des Nègres à soie <sup>1)</sup>.

J'ai aussi eu plusieurs recroisements réciproques entre hybrides F<sub>1</sub> et *Gallus sonnerati*, correspondant à la formule (*sonnerati* × *bankiva*) × *bankiva*. Peu abondants, au contraire, les hybrides de F<sub>2</sub>. Au point de vue de la fécondité, j'ai trouvé que tous sont également féconds, sauf les Coqs du recroisement *sonnerati* qui généralement, fécondent peu d'oeufs, mais ceci doit peut-être s'attribuer au fait de les avoir enfermés dans des volières pour régler les accouplements, et par crainte de quelque malheur.

Dans l'élevage, les petits se montrent également robustes, mais les recroisements *sonnerati* sont, comme les pur-sang de cette espèce, facilement atteints des maladies infectieuses.

Le *Gallus sonnerati* pur-sang s'est démontré, chez moi, oiseau absolument sédentaire, avec tendance à faire des incursions dans les fermes voisines, et y féconder les poules ordinaires.

Etant donné ces habitudes du *Gallus sonnerati*, et l'absolue fécondité des hybrides avec les poules domestiques, l'on ne doit pas exclure la possibilité que cette espèce ait eu partie dans la production de certaines races de poules domestiques. Mais quelles

1) Ghigi, A. Ricerche sull'incrocamento del *Gallus sonnerati* con Polli domestici. — Mem. R. Accad. Scienze. Bologna, 1916.

soient ces races, cela est impossible à dire, et pour les raisons suivantes :

1°) Les hybrides  $F_2$ , tout en laissant apercevoir, à un examen attentif, des traces de caractères sonneratiques, offrent une sorte de dominance générale des caractères du *bankiva*.

2°) Les recroisements avec des poules domestiques perdent toute trace des caractères morphologiques du *sonnerati*.

3°) Les recroisements avec le *sonnerati* offrent décidément l'habitus morphologique de cette espèce, et en diffèrent par leur couleur plus rouge, de sorte qu'il pourraient être considérés par le systématicien comme une variété de cette espèce.

Chez les races domestiques l'on n'observe pas de caractères sonneratiques. Et puisque il ne m'a pas encore été possible d'obtenir un abondant  $F_2$  de quelque recroisement avec *bankiva*, je ne sais quels caractères *sonneratiques* puissent renaître associés aux autres du *bankiva*, ou de quelles autres nouvelles combinaisons de couleur elles puissent être la cause. Pourtant, je soupçonne que les rayures longitudinales au rachis et celles constituant un bord autour des plumes, puissent s'associer aux caractères du *sonnerati*, vu que les parties inférieures des femelles et le dos des mâles, chez cette espèce, offrent des dispositions de couleurs assez semblables à celles qui se trouvent chez plusieurs races domestiques.

Les caractères morphologiques du *Gallus varius* de Java sont beaucoup plus distincts : crête à bord continu, barbillon unique médian, plumes du cou non lancéolées, mais très courtes et tronquées ; quelques auteurs considèrent pour cela le *Gallus varius* comme le représentant d'un genre distinct : *Creagrius*.

Ses hybrides avec *G. bankiva* sont connus depuis longtemps sous le nom de *G. temminki* ; les élevages faits en 1912 au Jardin Zoologique de Berlin et cités par moi (1) et ceux de Meppel, accomplis par M. Houwink ont prouvé contre l'opinion générale, que ces hybrides aussi sont fertiles, bien que le pour tant des oeufs fécondés soit très peu abondant. Au contraire de ce que l'on vérifie chez les hybrides *sonneratiques*, chez ceux avec *varius* les caractères de cette espèce sont, dans l'ensemble du coloris, dominants et la dominance se manifeste aussi dans les recroisements avec *bankiva*. Il y a donc la possibilité que le *Gallus varius*

ait pris part aussi dans la production des races domestiques.

Il s'agit maintenant de rechercher quels caractères dans les races domestiques, puissent être dus au *Gallus varius*. Je ne crois pas que l'on doive à l'hérédité de cette espèce tous les types de crête qui s'éloignent de la forme ordinaire en peigne, propre du *G. bankiva*, *sonnerati*, et *lafayetti*. D'abord la race de Sumatra, pourrait être le produit d'une ségrégation exercée sur les recroisement des poules domestiques indiennes avec *Gallus temminki*: sa crête est basse, sans dents ni lobes, les barbillons sont rudimentaires, la peau de la gorge, rougie, forme un petit pli médian. La crête des Combattants indiens peut aussi se considérer comme intermédiaire par la forme, entre celle du *bankiva* et celle du *varius*. Mais il y a une autre observation, qui confirme mon opinion là dessus.

En 1920, j'ai trouvé dans une ferme près de Castel S. Pietro Emilia. un jeune coq ordinaire, qui avait le bord de la crête entier comme chez le *G. varius*. Je l'achetai, et le fis reproduire avec des poules normales: tous les produits de  $F_1$  furent normaux, mais chez  $F_2$  il parut plusieurs coqs avec la crête non dentelée ou peu dentelée, et il y en eut un qui avait la crête bourgeonnée comme celle des Nègres à soie et des Combattants indiens. Il me semble que cette apparition de crête entière chez un coq ordinaire, due ou à un changement, ou au retour d'un caractère du *varius* est assez intéressante — ni moins intéressant est le rapport génétique entre cette forme de crête, et celle double ou bourgeonnée.

\* \* \*

Toutes les races domestiques de poules peuvent se partager en trois grands groupes: 1e) races homéosomes, chez lesquelles la forme générale du corps et la corrélation des ses parties est telle qu'on l'observe chez les différentes espèces sauvages; elles pondent des oeufs blancs. 2<sup>o</sup>) races hétérosomes, chez lesquelles la corrélation des parties du corps et la forme de celui-ci sont très différentes; celle-ci pondent des oeufs roux (Cochinchine, Brahma, etc.) 3<sup>o</sup>) races provenant de croisements entre les deux premiers groupes.

Il n'est pas douteux que les races du premier groupe peuvent être considérés comme descendant d'une ou de plusieurs espèces sauvages du genre *Gallus*, mais la chose est plus difficile lorsque l'on considère les espèces du deuxième groupe, qui ont un en-

semble de caractères trop divergeants des normaux. Je pense que seulement la paléontologie pourrait dire si l'hypothèse que je vais faire est juste, c'est à dire si les races hétérosomes dépendent d'une espèce différente de *Gallus gallus*, amenée entièrement en esclavage par l'homme.

Les races hétérosomes, avec leurs petites ailes, disproportionnées à la grosseur du corps, offrent beaucoup d'analogies avec ces oiseaux qui, ayant vécu dans le plus parfait isolement insulaire, ont perdu la faculté de voler. Si le *Didus ineptus* et le *Pezophaps* au lieu d'être détruits, avaient été transportés dans nos fermes, et avaient pu en supporter le climat, ne dirait-on pas peut-être, qu'ils offrent le plus bel exemple de variation régressive due à la domesticité? Comme les îles Mascariènes et les Galapagos possèdent des tortues gigantesques, et comme les premières ont possédé, en une époque historique, des oiseaux très voyants ainsi il ne faut pas exclure que quelque île de l'Océan Indien n'ait possédé autrefois, des poules incapables de voler, que l'homme a amenées entièrement en esclavage. Et ce que je dis pour les poules, je le dis également pour les grandes races de pigeons, lesquelles, dans l'époque romaine, avaient à peu près tous les caractères actuels ainsi que le montre une mosaïque pompéienne conservée au Musée National de Naples, et qui représente de gros pigeons romains couleur café au lait, avec des carroncules rouges autour des yeux.

\* \* \*

Pour ce qui est des pigeons domestiques, j'ai fait deux séries de recherches. La première regarde la possibilité de reproduire la *Columbia livia* au moyen du croisement des races les plus disparates de pigeons<sup>1)</sup>; la deuxième se rapporte à la possibilité d'obtenir des produits féconds avec le croisement d'une race domestique avec une espèce sauvage différente de *C. livia*, la *Columba leuconota*<sup>2)</sup>.

1) Ghigi, A. Ricerche sull' eredità nei piccioni domestici. I. Eredità di caratteri cranici in rapporto all' origine delle razze domestiche. — Mem. R. Accad. Scienze di Bologna, 1914.

2) Ghigi, A. Sulla fertilità degli ibridi fra *Columba leuconota* e piccioni domestici. — Riv. Ital. di Ornitologia, 1919.

Les conclusions auxquelles je suis arrivé avec les expériences du premier groupe sont les suivantes :

1°. Lorsque on croise entre elles plusieurs races domestiques de pigeons, différentes par la grosseur et par les caractères anatomiques, l'on obtient une forme intermédiaire entre les progénitrices, qui flotte entre des limites déterminées, et qui ne correspond pas à *C. livia* parce que la taille en est plus grosse et le bec plus court et plus gros.

2°. Si parmi les progéniteurs il n'en est aucun de gris barré de noir, comme *C. livia*, et il n'en existe pas au moins deux qui possèdent des facteurs capables de reconstituer la combinaison présente chez *C. livia*, la couleur de cette espèce n'apparaît pas chez les descendants. Il est donc possible d'obtenir des résultats divers, l'un semblable à celui de DARWIN, comme il est arrivé à STAPLES-BROWNE, et l'autre contraire, comme cela m'est arrivé selon les groupes de combinaisons factoriales possibles entre les couleurs des parents. Ce résultat permet de supposer que, même chez les pigeons, le type plus gros ne se rattache pas à *livia*, mais à une grosse espèce insulaire, apprivoisée dans l'antiquité.

Quant à la seconde série d'expériences, je dirai que, croisant un pigeon domestique de la race „gazzo di Modena” avec une femelle *Columba leuconota* j'obtins un hybride mâle qui féconda les œufs de trois femelles domestiques de races différentes en engendrant plusieurs petits, lesquels, à leur tour, se reproduisirent entre eux.

J'obtins aussi deux femelles hybrides, mais de celles ci, l'une pondit beaucoup d'œufs, qui jamais ne furent fécondés par son frère ni par aucun mâle domestique de sûre fécondité et l'autre, tout en manifestant, de temps à autre, le désir de couvrir, ne pondit jamais d'œufs.

Ces hybrides, et trois autres qui n'atteignirent pas l'état adulte, étaient tous uniformes ; bien que toutes les plumes du corps fussent pigmentées ; le masque céphalique qui, chez les parents, se dessine sur le fond blanc du corps et de la poitrine, était évident par une plus grande intensité ou par la diversité de la couleur. La bande blanche, présente dans la queue de *C. leuconota* était présente aussi chez tous les hybrides mais beaucoup plus étroite. La voix et la manière de faire la roue étaient différentes, non seule-

ment chez les hybrides  $F_1$ , mais aussi chez leurs recroisements avec des pigeons domestiques.

Ces résultats m'ont permis de conclure que beaucoup des races orientales de pigeons domestiques descendent presque certainement d'hybrides entre *C. livia* et *C. leuconota*. En ce cas nous sommes plus heureux qu'avec les poules, puisque il est plus facile d'identifier parmi les races domestiques, les caractères pouvant se référer à *C. leuconota* plutôt qu'à *C. livia*.

Ceux-ci sont:

1°. Bande subapicale blanche dans la queue, comme on la trouve chez les Blondinettes, Satinettes, Culbutants russes, etc.

2°. Dessin coloré, comprenant la tête, les ailes et la queue, sur un corps blanc, et peut-être toutes les différentes réductions de ce dessin, comme chez les Satinettes, Vizors, Turbiteens, Gazzis, Strassers, etc.

3°. Nuance fondamentale des ailes couleur lilas (Vizors, quelques variétés de Gazzis, etc.)

4°. Iris pâle, blanc ou gris-perle (Culbutants, Rollers).

5°. Voix retentissante, en trompette ou en tambour (trompette de la Mecque, Tambour de Boukara).

Très étrange, sans doute, est la stérilité des femelles hybrides, mais je crois que dans les questions qui regardent la production des hybrides d'espèces l'on doit être très prudent à généraliser les faits physiologiques et, comme il existe des exemples de comportement individuels qui constituent une exception à la règle, ainsi l'on peut même penser que dans quelques cas la maturation des cellules germinales atteint des phases différentes chez les deux sexes.

\* \* \*

Les ornithologistes et, parmi eux HARTERT dans ses „Vögel der Palaearktischen Fauna" considèrent l'Oie cygnoïde comme le représentant d'un genre distinct et séparé tant de *Cygnus* que de *Anser*: le *Cygnopsis cygnoides* est l'unique représentant de ce genre intermédiaire entre les deux premiers

Les formes et les habitudes de l'Oie cygnoïde, de l'Asie Nord-orientale, sont en effet intermédiaires entre celles des cygnes et celles des Oies, et se détachent considérablement des unes et des autres.

D'après l'opinion courante, le produit du croisement des deux genres différents qui représentent deux espèces naturelles distinctes, devrait être stérile. En l'automne dernier j'ai trouvé en Romagne, chez un de mes amis, des hybrides nés d'un jar cygnoïde et d'une femelle d'Oie de Toulouse. Je pris un mâle de ces hybrides, et je l'accouplai avec deux femelles d'Oies communes, achetées en une localité différente. Tous les oeufs pondus par ces Oies ont été fécondés, ce qui fait que je possède actuellement un groupe de jeunes recroisements de la formule (Cygnoipsis  $\times$  Anser)  $\times$  Anser. Ce résultat m'a révélé que ce que l'on appelle les Oies russes de combat qui ont les habitudes de l'Oie cygnoïde avec un léger tubercule frontal, mais qui sont blanches de plumes et jaunes de caroncules, doivent descendre de croisements féconds entre le Cygnoïde et l'Oie ordinaire européenne: telles sont l'Oie de Tula et l'Oie de Armsamkaya.

J'ai aussi fait de nombreuses observations sur les hybrides entre *Anas boschas* et *Cairina moschata*, pour en prouver l'éventuelle fécondité, mais les résultats ont été toujours négatifs.

\* \* \*

La fécondité des hybrides entre différents genres d'animaux, qui, normalement résultent stériles pour une incomplète maturité des gamètes, ou parce que leurs pronucléus restent inactifs dans la fécondation, est un facteur de la plus grande importance dans la question de l'origine des espèces. Elle prouve que l'hybridisme peut, en des circonstances spéciales, déterminer l'apparition d'une nouvelle forme à caractères génériques intermédiaires entre ceux des deux genres progéniteurs.

J'ai avant tout observé que la possibilité d'obtenir des hybrides entre des espèces d'oiseaux appartenant à des genres différents est liée à des conditions individuelles, et non pas de race. J'ai vu plusieurs fois un Paon couvrir une Pintade qui n'avait pas de mâle, et pour laquelle le Paon avait une sympathie péciale; mais aucun oeuf n'en fut fécondé. Je n'ai jamais réussi à obtenir des hybrides entre des poules et des faisans dorés: mais j'ai vu chez un autre éleveur de nombreux hybrides venant de l'un ou de l'autre accouplement, y compris le Paon avec la Pintade. Il s'agissait toujours d'un mâle déterminé dont l'accouplement était tou-

jours fertile avec une femelle déterminée: affinité psychique et affinité gamétique individuelle; ce sont vraiment les gamètes de ces deux individus qui se conjoignent, tandis que ce fait n'arrive pas ordinairement.

Le croisement fécond entre lièvre et lapin, obtenu à Meppel par HOUWINK, n'est certes pas parmi les résultats ordinaires, vu qu'un grand nombre d'éleveurs n'ont obtenu des bâtards stériles.

L'on doit considérer comme vraiment exceptionnel le cas de la mule du bureau agricole de Tripoli, laquelle a déjà accouché trois fois: accouplée deux fois avec un âne, elle a accouché de deux mulets; accouplé avec un cheval, elle a accouché d'un cheval. Je n'aurais pas cru à ce fait s'il ne m'avait été rapporté par M. le Prof. Cavazza, qui m'a même montré la photographie d'un poulain qui tette la mule.

Les protoplasmes de deux espèces sont chimiquement différents et, lorsque la différence est grande, il ne réagissent pas entre eux; quelquefois, pour des raisons que nous ignorons, la réaction a lieu, et alors naît l'hybride. Celui-ci, généralement, ne conduit pas à maturation ses gamètes, mais parfois, toujours pour des circonstances que nous ignorons, la maturation a lieu, et alors la possibilité nous est assurée d'une lignée qui représente une espèce nouvelle.

BOLOGNE, le 15 juin 1922.



# GENETISCHE ONDERZOEKINGEN OVER LINARIA VULGARIS MILL. EN DE ONDERSOORT LINARIA NOVA SCHOLTE. I.

door M. J. SIRKS.

De mededeelingen van Pater A. SCHOLTE S. J. in 1919<sup>1)</sup> over een door hem gevonden en als *Linaria nova* beschreven ondersoort van *Linaria vulgaris* Mill. hadden mijn aandacht getrokken, omdat het, bij den stand onzer kennis van de Nederlandsche phanerogamenflora, wel een zeldzaam geval mag genoemd worden, dat een zoo sterk van het gewone soortstype afwijkende en tot dusver niet beschreven plant in ons land wordt aangetroffen. Teneinde te trachten iets omtrent het genotypische verschildtusschen hetsoortstype en den nieuwen vorm te weten te komen, werd door mij aan den Heer SCHOLTE verzocht, materiaal dezer plant te mijner beschikking te stellen, aan welk verzoek hij met de meeste bereidwilligheid voldeed. Daarvoor zeg ik hem dan ook te dezer plaatse dank.

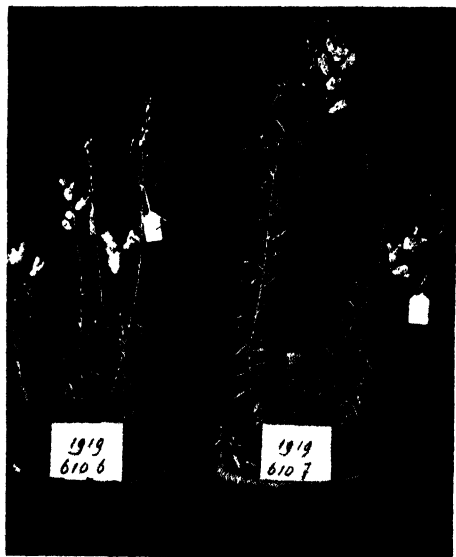


Fig. 1.

1) Een nieuwe variëteit van *Linaria vulgaris* (De Levende Natuur XXIV. p. 117—119).

Een nieuwe plant: *Linaria nova*? (Studien. 1919. p. 482—485).

Die verschillen hebben alleen betrekking op vorm en kleur van de bloem; de habitus en de overige morphologische kenmerken zijn bij *L. nova* dezelfde als bij de typische *L. vulgaris* (fig. 1). Maar onmiddellijk opvallend is het onderscheid tusschen beide wat de bloem aangaat; bij *L. vulgaris* de gewone bekende gespoorde, zwavelgele bloemkroon, de beide slippyen van de bovenlip aangedrukt en aan den top iets naar voren overgebogen, de drie vrij kleine slippyen van de onderlip grootendeels met elkaar vergroeid,



Fig. 2.

waardoor het geheel een gewelfd „masker” vormt, dat donker oranje gekleurd is, de kroonbuis vrijwel zuiver peperhuisvormig; de bloemen van *L. nova* daarentegen zonder spoor, lichter, bijna witgeel, slippyen van de bovenlip vlak uitgebreid, aan den top naar achteren gewelfd, de drie slippyen van de onderlip veel grooter (ongeveer 1 cM. lang) onderling niet vergroeid, in één vlak liggend, zoodat het masker ontbreekt, evenals de oranje kleur, terwijl de kroonbuis even onder de lippen een duidelijke uitzakking (buik) vertoont. Ook scheen het, dat de bloeiwijze der *L. vulgaris* wat meer gedrongen gebouwd was, dan die van de *L. nova*, gevolg van de grootere afstanden tusschen de opeenvolgende bloemen en

van het kleiner aantal bloemen per bloeiwijze van den nieuwen vorm (fig. 2). Behalve deze hier bedoelde vorm van *L. nova*, zooals ze door mij in Aug. 1919 van den Heer SCHOLTE werd ontvangen, heeft hij zelf er nog enkele, min of meer afwijkende aangetroffen, die hij t. a. p. ook kort beschreven heeft. De belangrijkste afwijkingen betroffen de onderlip, die niet steeds zoo diep ingesneden is als in het door mij gebruikte exemplaar, maar veelal een gedeeltelijke vergroeiing van de drie slippyen toont, waardoor toch eenigszins een masker gevormd wordt. SCHOLTE geeft aan de beide uitersten een naam: de eene, sterk ingesneden, *incisa*; de andere, maskervormende, *personificans*.

Het onderzoek naar de genotypische constitutie van dezen nieuwen vorm beloofde nu voornamelijk hierom belangwekkend te worden, omdat SCHOLTE uit het zaad van een *L. nova* zeer uiteenlopende nakomelingen had gekregen, die misschien alle door kruising met *L. vulgaris* ontstaan waren. Immers zoowel *L. vulgaris* als *L. nova* zijn zelfsteriel; noch SCHOLTE, noch ik hebben door zelfbevruchting van een dier beide planten zaad kunnen verkrijgen. Wel gaven sommige bloemen ongecastreerd in isolatiekooien zaad, echter ook gecasteerde bloemen deden dit en wel alleen indien de planten met andere samen in een isoleerkooi geplaatst waren van vrij wijdmazig neteldoek, welke isolatie voor *Linaria*'s volkomen on-



Fig. 3.

1919.610.12. 1920.655 4. 1920.702.3.

voldoende moet genoemd worden. Isolatie is alleen afdoende te maken door zakjes van perkamentpapier, door wijde reageerbuisen of door isolatiekooien van zwaar dichtgeweven linnen, waarbinnen echter de temperatuur gauw te hoog wordt, wat op zichzelf aan de vruchtzetting schade doet.

Aan de stamplant, in Aug. 1919 van den Heer SCHOLTE ontvangen, bevond zich, behalve een aantal bloemen, ook nog een bijna rijpe vrucht, waaruit enkele zaden geoogst konden worden. Daarna werden van de plant een 15-tal stekken gemaakt, die allen (1919.610.1-15) tot krachtige planten opgroeiden en het type van *Linaria nova incisa* behielden. Het zaad van deze vrucht was dus van onbekenden herkomst, voorzover de vaderplant betrof; het eenige zekere was, dat de moeder een *Linaria nova incisa* was. En zooals SCHOLTE reeds gevonden had, gaf ook dit van den nieuwen vorm geoogste zaad planten, die onderling verschilden: de cultuur 1920.655 bestond uit 5 planten, waarvan drie (1, 2, 5) het zuivere *nova incisa* type hadden, terwijl de beide andere indivi-

duen (3, 4) geheel een intermediair karakter hadden tusschen *vulgaris* en *incisa* (fig. 3 midden). Gezaaid werden deze planten op 17 Maart, hun bloei duurde van eind Mei tot eind Augustus en de eerste rijpe vruchten daarvan werden begin Augustus geoogst. Misschien waren de drie eerstgenoemde individuen door kruising met genotypisch identieke individuen ontstaan, de beide laatsten met behulp van *vulgaris*-stuifmeel; misschien ook waren zij alle kruisingsprodukten van *nova*  $\times$  *vulgaris*. Zekerheid omtrent den oorsprong dezer zaden bestond echter niet, wel vrij sterk ten opzichte der beide intermediairen, maar geenszins wat betreft de drie *nova*'s. In de eerste plaats moest dus de vraag beantwoord worden: hoe gedraagt zich een  $F_1$ -generatie van *L. nova incisa*  $\times$  *L. vulgaris*, die onder strenge waarborgen voor zekerheid aangaande beide ouders en onder uitsluiting van spontane kruisingen verkregen wordt?

Daartoe werden door mij kruisingen gemaakt tusschen een aantal stekplanten (klonen) van de oorspronkelijke *L. nova incisa* (1919. 610) afkomstig uit Grave en wilde exemplaren van *L. vulgaris* (1920. 702) van den Rijndijk bij Wageningen, die dus naar alle waarschijnlijkheid geen nauwe bloedverwantschap met de planten van Grave hadden. Deze kruisingen werden verricht in den loop van Juni 1920; het zaad, geoogst begin Aug., werd onmiddellijk gezaaid, kiemde terstond, zoodat de  $F_1$ -individuen als kleine plantjes in stekpotjes overwinterd konden worden en half Mei 1921 reeds in bloei kwamen. Door het zeer droge jaar ontwikkelden de planten zich vrij slecht; sommigen stierven reeds in den voorzomer boven den grond geheel af, maar begonnen na de enkele regendagen in September weer teekenen van leven te geven. Een 9-tal  $F_1$ -families werd in 1920 verkregen (793—801), die *L. nova incisa* als moeder en *L. vulgaris* als vader hadden; de reciproke kruising werd in twee families opgekweekt. De eerstgenoemde negen families behoorden nog tot twee groepen: 793—797 hadden als vaderplant een ander individu van *L. vulgaris* (nl. 1920. 702.3), dan de families 798—801, die met 1920. 702.1 als vaderplant gemaakt waren. Ook de beide reciproke families stamden van deze verschillende individuen van *L. vulgaris* af. Dat hiermee rekening gehouden moest worden, was wel niet geheel zeker, maar met het oog op de onbekendheid ten opzichte der genotypische zuiverheid dezer wilde *L. vulgaris*-planten toch

eisch van nauwkeurigheid. Mogelijke verschillen ten aanzien van *L. nova incisa*-genotype mochten als uitgesloten beschouwd worden, aangezien al mijn exemplaren klonen waren, van eenzelfde stamplant afkomstig.

De oorsprong der  $F_1$ -families kan dus als volgt vastgelegd worden:

- I. *L. nova incisa* ♀ × *L. vulgaris* ♂. 793 : 1919.610.4. × 1920.702.3.  
794 : 1919.610.7 × 1920.702.3.  
795 : 1919.610.8 × 1920.702.3.  
796 : 1910.610.9 × 1920.702.3.  
797 : 1919.610.10 × 1920.702.3.  
II. *L. nova incisa* ♀ × *L. vulgaris* ♂. 798 : 1919.610.10 × 1920.702.1.  
799 : 1919.610.11 × 1920.702.1.  
800 : 1919.610.12 × 1920.702.1.  
801 : 1919.610.15 × 1920.702.1.  
III. *L. vulgaris* ♀ × *L. nova incisa* ♂. 802 : 1920.702.1. × 1919.610.12.  
IV. *L. vulgaris* ♀ × *L. nova incisa* ♂. 803 : 1920.702.3. × 1919.610.12.

Bij een oppervlakkige beschouwing van deze vier  $F_1$ -groepen toen ze in vollen bloei stonden, bleek reeds onmiddellijk, dat deze  $F_1$ -generaties allermint aan den theoretisch te stellen eisch van eenvormigheid voldeden. Hun samenstelling was uitermate heterogeen. Hoofdzakelijk konden in het totaal der  $F_1$ -generaties vier typen van individuen onderscheiden worden, waarvan een korte beschrijving hier naast de foto's volgt:

F<sub>3</sub>-type a. Spoor is tot volle lengte ontwikkeld; het masker en de intensiteit der oranje kleur vrijwel even sterk als bij *L. vulgaris*; onder het masker is de kroonbuis eenigszins verwijd, zoodat een geringe buikontwikkeling plaats gevonden heeft. De bloemkleur is overigens zwavelgeel (fig. 4).

F<sub>1</sub>-type b. Spoor is gereduceerd tot een klein stompje van 2 à 3 mm. lang; masker en intensiteit van oranjekleur goed ontwikkeld, hoewel duidelijk minder dan in type a. Buik van de kroonbuis zeer duidelijk. Bloemkleur zwavelgeel als in a. (fig. 5).

F<sub>1</sub>-type c. Spoor ontbreekt geheel; masker en oranje kleur nog duidelijk aanwezig, echter in nog geringer mate dan in type b; buik in de kroonbuis goed zichtbaar. Kleur overigens lichter dan a en b. (fig. 6).

**F<sub>1</sub>-type d.** Spoor ontbreekt geheel; masker en oranje vlek zeer

gering ontwikkeld en in verband daarmee de insnijdingen in de onderlip dieper dan bij de andere typen. Buik in de kroonbuis goed ontwikkeld. Kleur der geheele bloem lichtgeel, bijna witgeel (fig. 7).

Bij nader onderzoek bleken alle 4 deze typen nog twee vormen te bevatten: 1) de slippyen der bovenlip waren rechtopstaand, ook bij oudere bloemen, of iets achterwaarts (nooit naar voren) gebogen en 2) de slippyen der bovenlip zijn duidelijk naar voren overgewelfd.



Fig. 4.  
F<sub>1</sub>-type a1.  
1920.798.11.

Fig. 5.  
F<sub>1</sub>-type b2.  
1920.798.8.

Fig. 6.  
F<sub>1</sub>-type c1.  
1920.802.6.

Fig. 7.  
F<sub>1</sub>-type d1.  
1920.802.8.

Zoодоende kon in de F<sub>1</sub>-generatie een 8-tal typen onderscheiden worden: a1, a2 (sterk op *L. vulgaris* lijkend, maar veel breeder en wijder van kroon), b1, b2, c1, c2 (de door SCHOLTE *L. nova personificans* genoemde vorm), d1 en d2. Het zuivere *L. nova incisa*-type, geheel zonder masker en zonder oranje vlek, kwam in geen van beide reciproke kruisingen voor.

Een tweede punt van beteekenis, dat bij het onderzoek der F<sub>1</sub>-generatie aan den dag kwam, was het verschil in frequentie dezer vier, of zoo men wil acht typen, al naar de genoemde vier groepen, waartoe alle individuen naar hun herkomst gebracht konden worden. De tot eenzelfde groep behorende families vertoonden

in dit opzicht onderling geen verschil. Het hieronder volgende tabellarisch overzicht toont dit ten duidelijkste aan:

GROEP.	FAMILIE.	TOTAAL.	a1.	a2.	b1.	b2.	c1.	c2.	d1.	d2.
I.	793	23	13	10	—	—	—	—	—	—
I.	794	38	18	20	—	—	—	—	—	—
I.	795	29	13	16	—	—	—	—	—	—
I.	796	12	9	3	—	—	—	—	—	—
I.	797	43	21	22	—	—	—	—	—	—
I.	totaal.	145	74	71	—	—	—	—	—	—
II.	798	25	13	8	2	1	—	1	—	—
II.	799	31	18	9	1	1	1	—	1	—
II.	800	79	54	17	2	2	1	1	2	—
II.	801	62	53	8	—	1	—	—	—	—
II.	totaal.	197	138	42	5	5	2	2	3	—
III.	802	23	6	4	4	3	3	—	1	2
IV.	803	57	15	14	7	5	6	3	3	4

De in deze tabel samengevatte gegevens leiden tot enkele gevolgtrekkingen, die een eenigszins onverwachten kijk geven op de genotypische constitutie van de wilde soort *Linaria vulgaris*:

1). Groep I omvattend alle individuen met *L. nova incisa* als moeder en *L. vulgaris* 1920.702.3 als vader, toont dus aan, dat het geheele complex van eigenschappen (spoor, masker, oranje vlek, zwavelgele bloemkleur) der *L. vulgaris* domineert over de eigenschappen van *L. nova incisa* (ontbreken van spoor, van masker en van oranje vlek, geel witte bloemkleur). Alleen ten opzichte van de welving der kroonbuis en de wijde der bloem schijnt de *nova* meer invloed te hebben; deze beide voor *nova* typische eigenschappen komen in de  $F_1$  tot uiting. En ten aanzien van één eigenschap is of de *vulgaris*, of de *nova* heterozygoot; de  $F_1$ -generatie immers splitst in 74 individuen met rechtopstaande en 71 met voorovergebogen slippen van de bovenlip. Deze getallenverhouding nadert wel zeer sterk tot de theoretische 1:1-verhouding, die, zooals bekend, gevonden wordt in de terugkruising van een dubbelrecessieve RR-vorm met een in één factor heterozygote DR.

2). De samenstelling van groep II, die eveneens *L. nova incisa*

als moeder, maar een ander *vulgaris*-individu 1920.702.1 als vader heeft, verschilt belangrijk van die van groep I; in tegenstelling met de vrij 'grootte uniformiteit daar, vinden we hier een in hooge mate heterogene  $F_1$ -generatie. Immers in deze  $F_1$  treden wel in grootte meerderheid planten van de typen a1 en a2 op, maar daarnaast werd een niet onbelangrijk aantal individuen van de overige typen gevormd. Die heterogeniteit kan niet in de moederplanten haar oorzaak hebben, tenminste indien aangenomen mag worden, dat de ongeslachtelijke vermenigvuldiging der *L. nova incisa* geleid heeft tot het verkrijgen van een aantal onderling genotypisch identieke klonen. En in ieder geval moet het verschil tusschen familie 797 en 798 aan de vaderplant toegeschreven worden, omdat hier hetzelfde individu en zelfs twee bloemen van dezelfde bloeiwijze als moeder voor de beide kruisingen gebruikt werden. De eenige gevolgtrekking, die m.i. gemaakt kan worden, is deze, dat het voor deze kruisingen van groep II gebruikte individu van *Linaria vulgaris* 1920.702.1, behalve een meerderheid van stuifmeelkorrels met den aanleg voor het bovengenoemde, *L. vulgaris* typeerende complex van eigenschappen, ook een minderheid van mannelijke gameten ontwikkelt, die dezen aanleg niet in zijn geheel bezitten. En bovendien schijnt deze  $F_1$ -generatie te toonen, dat het genoemde complex van eigenschappen niet het gevolg kan zijn van de aanwezigheid van een enkelen pleiotropen factor, maar dat een complex van factoren, dat in de meeste gevallen zich als een eenheid gedraagt, doch verbroken kan worden, aan deze eigenschappen ten grondslag ligt. Een nadere omschrijving van de werkingssfeer dezer factoren wensch ik thans nog niet te geven; daartoe is een uitvoerig onderzoek der  $F_2$  en volgende generaties noodig, welk onderzoek nog in vollen gang is en voorloopig nog niet afgesloten kan worden.

3). Vergelijken we thans met de in groepen I en II verkregen resultaten die van de beide reciproke kruisingen in groepen III en IV. Dan is de eerste gevolgtrekking, die hieruit kan getrokken worden deze, dat in vrouwelijke lijn de gebruikte exemplaren van *L. vulgaris* geen van beide homozygoot zijn in dien zin, dat ze beide een aantal in erfelijken zin verschillende typen van eicellen schijnen te vormen. De heterozygoten van het type a vormen hier in de  $F_1$  zelfs de minderheden; de individuen van de andere



typen der  $F_1$  zijn hier betrekkelijk veel talrijker. En niet alleen de *L. vulgaris* 1920.702.1, die in de mannelijke voortplantingscellen óók verschillende typen vormt, maar eveneens de andere 1920 702.3, die slechts één type van mannelijke gameten schijnt te leveren, toonen in hun vrouwelijke gameten splitsingsverschijnselen, gevolg vermoedelijk van heterozygotische natuur.

Wat dus vast schijnt te staan, is in het kort dit, dat er onder de in het wild levende individuen van *Linaria vulgaris* zijn, die naast de gameten met het geheele complex van factoren, voor de tot standkoming van een *Linaria vulgaris* verantwoordelijk, ook andere gameten vormen, welke een klein gedeelte van dit complex missen. En dat in sommige individuen dit vormen van „abnormale” gameten beperkt is tot een der geslachten, in casu het vrouwelijke. Daaruit vloeit echter een noodzakelijke consequentie voort: indien dit werkelijk juist is, waarom treden dan de individuen met het type van *L. nova* niet overal op, waar *L. vulgaris* in het wild voorkomt?

Bij de beantwoording van deze vraag, dient in de eerste plaats in het oog gehouden te worden, dat de afwijkende gameten, die in de onderzochte *vulgaris*-individuen gevormd worden, toch altijd nog een factor voor maskervorming schijnen te bezitten. Immers in de  $F_1$ -generaties werden nooit planten aangetroffen met het zuivere type van *L. nova incisa*, wel van *L. nova personificans*. Het optreden van de eerste kan dus nog niet verklaard worden en zal het onderwerp van een nieuw onderzoek moeten zijn. Maar uit het feit, dat er *L. vulgaris*-individuen zijn, die èn pollenkorrels èn eicellen vormen met het complex voor *L. nova personificans*, zou moeten volgen, dat deze vorm in de natuur ook wel meer aangetroffen werd, dan alleen bij Grave. Wat hiervan de oorzaak is, zal door een speciaal daarop gericht onderzoek van de nakomelingschappen van wilde exemplaren van *L. vulgaris* moeten worden uitgemaakt; een van de factoren, die hierbij beteekenis heeft, is zeker de zelfsteriliteit van deze soort en als gevolg daarvan de noodzakelijkheid van kruising, panmixie dus met uitsluiting van autogamie.

Ook in andere richtingen zal een nadere studie van het *Linaria*-materiaal van belang kunnen zijn: de vraag of cytologisch eenig verschil tusschen de beide vormen te vinden is; de uitwerking der

F<sub>2</sub>- en volgende generaties en het optreden van planten, die aan verschillende takken gespoorde en spoorloze bloemen dragen. Al deze punten zijn echter nog in bewerking.

### ZUSAMMENFASSUNG.

Im Jahre 1919 wurde vom Pater A. SCHOLTE S. J. eine neue, bis jetzt unbekannte, Unterart der *Linaria vulgaris* beschrieben, welche von ihm *L. nova* benannt worden ist. Die Unterschiede zwischen der Stammart und der Unterart (Figg. 1 und 2) fanden sich nur in der Infloreszenz und im Blütenbau: die Infloreszenz der *L. nova* war weniger gedrungen, die Blüten völlig ohne Sporn, weisslich gelb; Zipfel der Oberlippe flach ausgebreitet, am Gipfel nach hinten gebogen; die drei Zipfel der Unterlippe viel grösser, nicht zusammengewachsen, in einer Fläche liegend, sodass der Masken fehlt, während auch die Unterlippe den orangefarbigten Fleck der *L. vulgaris* gar nicht zeigt; die Röhre der Blütenkrone war wesentlich erweitert und zeigt einen merklichen Bauch.

Bastardierungen zwischen dieser *L. nova* und zwei wildwachsenden Individuen der *L. vulgaris* in beiden reziproken Richtungen ergaben heterogene F<sub>1</sub>-Generationen; die erhaltenen Typen sind aus den Figuren 4-7 ersichtlich; die Zahlen sind tabellarisch auf S. 381 zusammengetragen worden. Diese F<sub>1</sub>-Generationen gaben nun Anlass zu der Schlussfolgerung, dass die wildwachsenden Individuen der *L. vulgaris* mehrere Gametentypen bilden; die eine Pflanze ergab als Vater eine nur in zwei Typen auseinanderfallende, weiter aber homogene F<sub>1</sub>-Generation; als Mutter aber eine stark heterogene; die andere war sowohl als Vater, wie auch als Mutterpflanze heterozygotisch und gab deshalb gemischte F<sub>1</sub>-Generationen.

Zu weiteren Schlussfolgerungen geben die bis jetzt erhaltenen Ergebnisse noch keine Berechtigung; die Untersuchung der F<sub>2</sub>- und weiterer Generationen, der Nachkommenschaften der *L. vulgaris*-Individuen, sowie der zytologischen Verhältnisse sind noch im Gange.

## CURRENT THEORIES OF EVOLUTION <sup>1)</sup>

by J. P. LOTSY.

The biologist, travelling in America, is greatly impressed by the astonishing *diversity* of scenery, climate and life on this wonderful continent.

Within a few days he passes from winter to summer, from humid regions to deserts, from high peaks to chasms of the amazing depth of the Grand Canyon of the Colorado, from the Giant *Cacti* in the desert of Arizona to the Giant *Macrocystis*, thrown by the waves of the Pacific on a Californian beach, from the treeless plains of Kansas and Texas to those Giants of the Forest — the *Sequoia's* of the Yosemite — the grandeur of which can only be felt, not described.

No less diversity is revealed, to even the casual observer, in regard to the minds of the inhabitants of this vast continent.

While there is, on the one hand, a remarkable output of first-class work in the fields of Heredity and Evolution, which has made the names of many American Scientists well known all over the world, there is another type of mind, whose reputation, I fear, will not be as enviable as that of the men just referred to. A MR BRYAN, a DR. PORTER and a certain MC. CANN, apparently, try to revive the times of 1859 in England, when DARWIN's book on the Origin of Species caused so much adverse comment in orthodox religious circles.

The older ones among us remember how at a meeting of the British Association for the Advancement of Science, Bishop WILBERFORCE asked HUXLEY, whether he descended in the male or in the female line from a monkey, and how the Bishop received the memorable answer that HUXLEY would not have been ashamed of apes among his ancestors, but that he would have felt very much ashamed of

---

1) Read at the Meeting of the American Association for the Advancement of Science at Salt Lake City, Utah July 1922.

an ancestor, who, speaking of a subject of which he had no accurate knowledge, played upon prejudice to evoke opposition against the results obtained by patient work and deep reflection by a high minded man and a great naturalist.

I would feel very much the same in regard to an ancestor like MR. BRYAN, who although lacking in knowledge of even the rudiments of the doctrine of evolution, yet tries, and in one State almost succeeded, to suppress the teaching of it, or to one of the type of J. W. PORTER, D. D., L. L. D., who in his booklet „Evolution a Menace” states brazenly, that hybridisation can never have played a role in evolution, because, as everybody knows, mules are sterile!

Yet, I prefer DR. PORTER to MR. BRYAN, because the dedication of his pamphlet has given me so much pleasure, as no doubt it will give you.

It reads:

„To my beloved and womanly wife, on whose brow is stamped, the likeness of Him, in whose „image” she was created, and whose pure and noble blood is untainted by that of insects, reptile, fowl or beast.”

As to the third book of this type, MC. CANN’S „God or Gorilla”: the title alone suffices to reveal the coarsity of the mind of the author, who, by his publisher, is presented to us as the man „who has been plaintiff or defendant in 206 libel suits and won every one of them.” Possibly the opponents of Evolution are proud of this champion, I am sure that all of us are glad that he is not on our side.

I have only referred to this kind of literature to emphasize the fact, that whatever object we observe in nature: climates, scenery, the bodies or the minds of plants or animals, including man, we find endless *diversity*. A similar diversity we meet with, when we proceed to a more detailed study of nature.

In the Natural History Museum in New York, I saw a number of scallop shells (*Pecten*) taken from a peck, bought in the market, arranged according to the number of their rays, showing that, among scallops also, there is considerable diversity; the naturalist, responsible for this exhibition, however, does not refer to it as to a demonstration of *diversity*, but speaks of *variation*.

Yet, there is not the slightest doubt, that what he found and

demonstrated was diversity and nothing but diversity. Why then does he speak of variation? Because he has a *creed*, the firm belief that all scallops have descended from a single initial specimen, or from a pair of such and that scallops were wont to reproduce their kind faithfully, until, in some mysterious way, they changed their constitution, by a process, limited to living matter, which process was called: variation. There is, ofcourse, no doubt, that organisms do *vary*, that, for instance, part of the progeny of a particular kind of plants, raised under unfavorable conditions, has quite another aspect than another part, raised under favorable ones, so that the exhibit of scallop-shells in the New York Museum *may* illustrate variation, but this conclusion can not legitimately be drawn from the mere *observation* of differences, in as much as such observation is unable to reveal anything else than the existence of *diversity*. How easy it is to confound diversity with variation the following case, may show. A mexican shrub of the Composite-family: *Parthenium argentatum* was considered to be highly variable. A thorough investigation by DR. MACALLUM of Continental in Arizona has revealed the presence of more than a thousand different types within this linneon, each of which proved, on cultivation, to be perfectly constant; the supposed variability, thus proved, on proper investigation, to be mere diversity. As a matter of fact mere observation can never reveal variability. We all know that there was a time when it was considered possible to distinguish between variability and diversity by observation and registration only. If the observed differences could be arranged in such a way that they oscillated around a common mean. in other words that they gave a frequency-curve it was thought that reliable evidence of variation was obtained. The mere mentioning of the name JOHANNSEN is sufficient to remind you of the fallacy of this deduction, as you know that he showed how genotypically different types of beans, bought in the market, could be arranged in such a way that they formed an almost ideal frequency-curve.

Consequently we can *observe* diversity, but we have to *study experimentally*, whether observed deviations from the form which we consider as the type of a species (which, as a rule, means nothing but the most frequent form or even merely the first discovered form *within* that species) are variations or not.

The impossibility to apply the experimental test in most cases makes phylogenetic deductions from material which we can only compare — and in the case of fossils we can do nothing else — so very uncertain. All conclusions as to continuous variation or orthogenesis, based on even the finest graded series between two conspicuously different types, are mere speculations because the occurrence of intermediates does not reveal their mode of origin, so that from such an occurrence the conclusion may not be drawn that the observed intermediates are *transitional* forms between the extreme types. Nor is it legitimate to refer to breaks in such a series of intermediates as to „missing links,” because no form may ever have filled the gap which we observe. An example may illustrate what has been said about intermediates.



Fig. 1. Two species of Pheasants and their hybrids; from left to right: Feather of *Gennaeus Horsfieldii*; two feathers of hybrids *G. Horsfieldii* — *G. lineatus*; feather of *G. lineatus*; three feathers of hybrids *G. lineatus* — *G. argentatus*; feather of *G. argentea*; all from the experiments of GHIGI.

We can arrange the feathers of certain pheasants in such a way that they make a magnificent series of intermediates between *Gennaeus argentatus* and *Gennaeus lineatus*, or between the latter and *Gennaeus Horsfieldii* and we may feel inclined to read this series as one of transition, between the species named, revealing continuous variation or even orthogenesis. Moreover, we may collect such intermediate specimens in regions between those in which the species mentioned occur, which of course would strengthen the view that these intermediate specimens are transitions between them.

Unfortunately however, for those, who have ascribed the origin of these intermediate forms to a process of variation, continuous or orthogenetic, the members of the fine series of intermediates,

which I am showing you (Fig. 1) have not arisen by any process of variation at all, but by hybridizing *Gennaeus argentatus* and *lineatus* with one another, while the less complete series of intermediates between *lineatus* and *Horsfieldii* has been obtained from hybrids between these latter species. These experiments have been carried out by Professor ALESSANDRO GHIGI of Bologna, to whose kindness I owe these feathers.

It cannot be too strongly emphasized that observation can reveal nothing but *diversity* while the experiment must be called in, to decide the cause of the observed diversity.

LINNAEUS, with his admirably penetrating mind saw this already, but, unfortunately, did not act up to the principle he himself enunciated. Within his species he did distinguish two kinds of varieties: *varietates levissimae* and *varietates* tout court. The first, which now we would call modifications, did not, according to his view, concern the systematist because they are of a merely transient nature: *varietates levissimae non curat botanicus*, the latter, on the other hand, deserve all consideration: *varietates attente inspiciantur*, because they transmit their peculiarities to their progeny. As an example of *varietates levissimae* he gives different plants modified by wind, drought etc; as one of *varietates*: the different forms of cabbages, such as green cabbages, red cabbages, Brussels sprouts etc., all belonging to his species *Brassica oleracea*, which came true to seed.

LINNAEUS consequently rightly distinguished between non-transmittable *varietates levissimae*, our modifications, and transmittable *varietates*.

The giving of such similar names to so fundamentally different categories of individuals was, of course, apt to cause confusion and has caused it, even in LINNAEUS' mind, to such an extent that — forgetting the distinction he himself had made — we find him speaking of a form „*mutata a causa accidentali, caloris, ventis etc.* as of a *varietas*, while, of course, he should have referred to it as to a *varietas levissima*. So it came about that the distinction between transmittable and non transmittable variability was forgotten and that all, merely observed, deviations from the supposedly typical individuals within a linneon were called varieties, while of course the observation of such differences within a linneon or

Linnean species only revealed *diversity within*, but, by no means, *variability of* that species.

That LINNAEUS forgot his own distinction between *varietates levissimae* and *varietates* is psychologically easily understood. We all have a tendency to move away from unpleasant facts, and the existence of diversity within his species — supposed to represent the immutable created units of nature — was of course utterly repugnant to LINNAEUS.

The consequence of this forgetfulness on the part of so exclusive an authority as LINNAEUS then was, has become disastrous, because from now on diversity and modification became known under the same name: variability. This mistake became tenfold worse when LAMARCK claimed that modifications tended to become transmittable, provided that the agents which caused them were but allowed a sufficient time to act.

From that moment on, all diversity within the Linnean species was practically ascribed to variability, caused in the last instance by nurture, or, as is more frequently said, by stimuli from the external world.

That is the view, not only of LAMARCK, but of DARWIN also, who towards the end of his life, on July 19, 1881 (DARWIN died April 19, 1882) wrote to K. SEMPER: „I still *must* believe that changed conditions give the impulse to variability, but that they act *in most cases* in a very indirect manner. But as I said it is a most perplexing problem.”

Or, no attentive reader of DARWIN's works can escape the conclusion that each case of variation which he mentions, is either mere diversity within a group which he considered to be a species — a term which he has never defined — or segregation from heterozygotes, and none of you here present — I am sure — would accept a single instance of variability mentioned by DARWIN, as conclusive evidence of the existence of variation, at the present moment.

The conception of transmittable variability — though born as a mistake by the confusion of diversity and variability — had however entered the domain of natural science and, apparently, had come to stay.

The belief in its existence became even so firmly established, that from the appearance of DARWIN's *Origin* in 1859 until about



the year 1900 experiments on the subject of variability were very scarce (a notable exception was H. HOFFMANN), while there were endless discussions as to the kind of variability causing evolution: Lamarckian or Darwinian, continuous or discontinuous (sporting), all-sided or orthogenetic etc.

Even BATESON, who in his book on meristic variation made a thorough study of diversity, could not liberate himself from the belief that variation could be *observed*, while it can, of course, only be tested by experiment.

The one who first saw this clearly was not a botanist, but an amateur, a manufacturer of silk goods at Lyon: ALEXIS JORDAN, who put the question at issue correctly: I see diversity within the Linnean species, this diversity is *hypothetically* called variation, I shall test this hypothesis and see whether it is well or ill-founded. We all know that he found it ill-founded, that he could prove that all morphologically distinguishable types within the Linnean species *Draba verna*, more than 300 in all, come perfectly true, when grown from guarded seed, or, in other words, that *Draba verna* was not a highly variable species, a variable unit, but no unit at all; it turned out to be a collection of different units, in regard to which the Linnean species had the rank of a genus.

JORDAN, having moreover to his satisfaction, shown that these smaller units did *not* vary in a transmittable way, but were subject to modification only, called these units, discovered by him, which he supposed to be immutable: *petites espèces*, *mikrospecies*.

This was unfortunate, then by so doing, he sanctioned, to a certain extent, the Linnean species-concept and gave the impression that his units were of less worth. He should boldly have called his constant forms species, because the orthodox Linnean species-concept is the pure line concept and nothing else, and JORDAN's *mikrospecies* were the first experimentally tested pure lines.

The fact that JOHANNSEN could show, by means of modern methods, many years later, that within morphologically similar forms, still smaller pure lines can be distinguished, does not do away with the fact, that it was JORDAN, who first logically applied the pure line principle, to wit: to sow the guarded seed of a single type and that it was he, who, from the results obtained, drew the conclusion that such pure lines were immutable.

This conception of the immutability of JORDAN's species or of pure lines, or, as we would now express it, the immutability of the homozygous as well as of the haploid genotype, was of course utterly distasteful to evolutionists, who could conceive of no other possibility of evolution, than by some process of variability and, as a consequence, JORDAN's splendid work was disregarded.

All the same, I feel inclined to believe that JORDAN was right, that the pure genotype is immutable; anyhow there is no doubt, that the cases of transmittable variability mentioned by LAMARCK and DARWIN were nothing of the kind, but were either modifications, wrongly supposed to be able to become transmittable or diversities within groups of individuals, wrongly supposed to be homogenous or, again, segregates from heterozygotes, wrongly supposed to be homozygotes.

The new period of evolution begins with DE VRIES.

JORDAN's work was, as we saw, disregarded; the existence of transmittable variability had become a dogma, and in stead of experimenting one limited ones efforts to discussing which *kind* of variability was the cause of evolution.

We all know that DE VRIES claimed to have proved the existence of mutation in the case of *Oenothera Lamarckiana*.

It is a curious fact that this claim, at the time it was presented, was very generally granted, because DE VRIES himself stated, that he had never possessed a *Lamarckiana* which did not throw the aberrant forms, which he *called* mutants, so that all he actually proved — a very important fact — is that *O. Lamarckiana* was a type of plant which throws aberrant forms in every generation. This of course made the mutational nature of these aberrant forms purely hypothetical and forced DE VRIES to place their origin in the uncontrollable past.

The very curious behaviour of *O. Lamarckiana*, discovered by DE VRIES, has not yet been entirely elucidated; different investigators offer different explanations but all agree, and even DE VRIES has admitted, that the *Lamarckiana*'s, which we actually know are heterozygotes, while it has also been proved that a considerable part of DE VRIES' so-called mutants are certainly not due to mutation but to irregular chromosome distribution.

Not all however; and this puts us under the obligation to consider

the important question whether the mere fact of heterozygosity excludes the possibility of the obtention of definite proof of the existence of mutation.

To answer this question we must have a clear understanding of what is meant by mutation.

The mutation-concept of DE VRIES is based on an assumption, on the assumption that an organism consists of a large number of very small living particles, of mutually independent organoids. his pangens, capable of multiplication by fission.

The conception of variability — derived, as we have seen — from a confusion of diversity with variability — was, by DE VRIES, carried forward to these pangenes. This had the great advantage to do away with all confusion of variability with diversity, the question now became a very definite one: are genes, or to put the question sharper still, is a single gene variable in such a way that its constitution is permanently changed?

Such a change is conceivable, both in a homozygous and in a heterozygous organism, I can even imagine the possibility of obtaining proof of it — if the assumption of the existence of such genes should prove to have hit the mark — in the case of a heterozygous organism. so that one is not justified in denying offhand the possibility of proof of mutation of this kind from heterozygous beings.

At the present time however, the existence of living pangenes is nothing but a hypothesis, which is by no means generally accepted; JOHANNSEN even does not hesitate to call its assumption absurd:

„Viele Zytologen sind — wie es WEISMANN und andere waren — geneigt an „organoide Gebilde zu denken, Gebilde die in den Zellstrukturen (Chromosomen, Chromatinkernen) localisirt sein sollen. Vor dieser Auffassung muss entschieden gewarnt werden Die Genen als selbständige „lebende“ Elemente auf zu fassen wäre ganz ungereimt, auch die Annahme einer Selbständigkeit in dem Sinne, dass ein Gen „für sich“ im Stande wäre, irgend etwas zu realisiren ist bis jetzt unbegründet und fusst offenbar nur in morphologischen Auffassungen einer organoiden Natur dieser Einheiten. Der Gesamt-Genotypus bestimmt die Erscheinungen von welchen hier die Rede ist.“

In this, I fully agree with JOHANNSEN.

The development of an eggcell to an individual with its many and manyfold organs is one of the most amazing processes, of which we know, the many „Entwicklungsmechanische Studien” notwithstanding, practically nothing. The reason is that such studies can reveal, at the best, the mechanism but not the underlying causes of development.

It seems to me impossible to consider morphogenesis as the result of a mere aggregation of mutually independent particles, it must ultimately depend on and result from the molecular structure of the eggcell.

As a working hypothesis the gene-hypothesis is doubtless a valuable one, but it is utterly unable to give us an insight in what really happens, the conception is altogether too coarse, I would almost say, too naive for this purpose.

An organism is not a mere aggregate of a limited number of mutually independent living particles, it is an entity and life is a property of the whole or of considerable parts of the whole not of separate genes, just as the characters of an organism are characters of the whole.

The fact that the same character, f.i. blue flower-color, is common to a great many different plants by no means warrants the conclusion that it is caused in all those cases by an identical gene. The blue color is caused in all those organisms by particular molecular structures, which need not be identical at all, but all of which — different as they may be and doubtless are — break the light in such a way that our eye receives the impression which we call blue.

Coppersulphate is blue, the cloudless sky is blue, cobaltglass is blue, some silk goods are blue, yet nobody thinks of ascribing the blue color of all these objects to the presence of an identical „gen” in all of them. Nor can we say that in coppersulphate f.i. the blue color is caused by any particular constituent of it, such a conclusion might be drawn if the removal of one constituent only, say of the copper present in it, caused the blue color to disappear, but coppersulphate loses its color not only after removal of the copper from it, but also after removal of the sulphur, of the oxygen or even of the mere crystallwater it contains, so that the character

blue is not caused by one of its constituents but by the interaction of them all.

This illustrates perhaps better than any other case I can think of, the fundamental difference between the point of view of the gene-conception based on mere morphological consideration and the physico-chemical conception based on physiological considerations. Whatever the structure of an organism may be it certainly is the seat of very complicated chemical interactions, which, the persistence of organisms of a certain kind, during long geological periods, proves it, are in all essentials independent from such changes in the external circumstances as happen to occur in nature.

To assume that these interactions take place in essentially the same way, generation after generation, and then should suddenly change, without any apparent cause, seems to me an unwarranted assumption which comes dangerously near to the doctrine of creation.

And here we have reached the point where the morphological (gene) and the physiological (physico-chemical) conception can never agree as to the significance of changes occurring in heterozygous organisms.

*While the morphologists may, by accumulation of considerable circumstantial evidence, such as for instance that obtained by MORGAN in the case of Drosophila, even if such evidence is obtained from a heterozygous organism, feel finally convinced, that a gene has mutated, the physiologist, in the sense as explained above, can never ascribe mutational value to a change obtained from heterozygous stock, no matter how wide a meaning one is willing to give to this term short of a change caused by the insertion of something previously foreign to the stock in question.*

For him, just as for the chemist, purity of the initial material is a *conditio sine qua non* for the obtention of definite proof of the existence of mutation.

In heterozygous organisms the possibilities of interaction of chromosomes differing in structure may simulate mutation, may cause a change in a particular molecular group situated at a particular point in one of the chromosomes, for, to my mind also there is no doubt that chromosomes and cytoplasm both have a definite molecular structure, but this is not mutation but simply chemical interaction between two objects capable to enter into such an action with one another. Such a change could only then be interpreted as a mutation

in a sense akin to that of DE VRIES, if the two chromosomes in question possessed identical structure.

Taking up the historical thread again, we must now ask how it happened, that DE VRIES' deductions from his *Oenothera*-observations were so readily accepted, notwithstanding the fact, that he himself stated not to have caused *O. Lamarckiana* to mutate but merely to have observed the throwing of aberrant forms by it.

It seems to me that the reason of this ready acceptance, was the great relief we all felt, that that elusive damsel transmittable variability, in whose existence we all believed, seemed finally to have been entrapped.

And even, at the present moment, the belief in the existence of dame transmittable variability, is so great, that she is still diligently pursued.

I shall not refer to all cases of supposed mutation found in the literature, nor could I, where the time at my disposal is so short for so vast a subject as I was asked to present to you, but shall limit my remarks to that most ingeniously worked out organism *Drosophila ampelophila*. Nor shall I discuss here the question of crossing over, so intimately connected with MORGAN'S acceptance of mutation, but only call your attention to the, it seems to me, significant fact, that all so called mutants obtained by MORGAN, except one, were obtained from wild stock.

In other words: *all forms obtained by him from the wild stock, except one, proved to be constant in regard to the particular character in which they differed from the wild stock.*

**From this, to me, the most logical conclusion seems to be, that the wild stock which throws the supposed mutants is impure, and that, after purification, the phenomenon of mutation ceases.**

It is true, that sometimes a deviating form appeared among the mutants, but of these MORGAN himself says:

„It would be a point of capital importance, if it could be determined beyond doubt that at times recessive mutant genes change back to the original (wild type) gene, or even if a recessive gene could mutate to a dominant one. The appearance of the wild type in a pure culture of a mutant race can be accepted as good evidence of such a change only, when every possibility of contamination by the wild type is excluded and this is difficult to regulate. In our

cultures we have come across such cases, but have not ventured to exploit them, since wild type flies are always present in the laboratory and hence the discovered form may have arisen through contamination. Thus even when a red eyed yellow fly appeared in the white-eyed yellow stock, there is the barest chance that a yellow red-eyed fly or an egg of such a fly had somehow gotten into the stock."

This is admirably sincere, but justifies my position that positive proof of the existence of mutation has not yet been obtained. But even supposing, for argument's sake, that MORGAN's aberrant forms were mutants, then still they would have no evolutionary value, as MORGAN himself says that he does not consider them large enough to transgress the limit of the group of individuals known to taxonomists as *Drosophila ampelophila* or, more recently, as *D. melanogaster*.

- As a matter of fact different eyecolors, differences in hoariness and other such minor differences, or defects such as crumpled or abortive wings are all diversities observed within every Linnean species and to them any particular value in evolution, can hardly be ascribed. Whenever they appear, nature — *Drosophila* itself shows it — very soon succeeds in eliminating most of them.

In this respect MORGAN's mutants differ considerably from those of DE VRIES; the latter obtained aberrant forms which did transgress the limits of *Oenothera Lamarckiana*, so that I cannot escape the feeling, that while the hunt of dame variability started with the pursuit of big game, it has gradually dwindled to that of game decreasing perpetually in size, so that, while gone out to hunt elephants, some of us now express satisfaction at the death of a mouse! The reason for this, it seems to me, is the continuation of the belief that the diversity which we observe in nature, can be explained in one way only, to wit on the assumption of the existence of some kind of transmittable variability. Still it has long been known, that diversity, can be caused in another way, to wit by:

### *Hybridisation.*

But this effect of hybridisation has, for a long time, been explained away by assuming that the diversity observed after hybridization,

was not caused directly by it but indirectly only in as much as hybridization merely stimulated that mysterious property of living matter: variability. After MENDEL's classic work, this view is however untenable. MENDEL proved, beyond doubt, that the direct cause of the diversity after crossing was hybridization and nothing but hybridization. But MENDEL's work remained unnoticed until almost forty years after its publication. This was not due, as is frequently supposed, to it having escaped the notice of men, who should be considered to be capable judges, because we now know that MENDEL's work was known to FOCKE, GALTON, KERNER VON MARILAUN and NÄGELI.

What then was the cause of the disregard of MENDEL's work?

In the first place, that it was expressed in mathematical terms, which could not be interpreted biologically at a time when nothing was known about the existence of chromosomes. Consequently this mathematical accuracy made so little impression, on even so competent a judge in matters of hybridization as FOCKE, that he merely states that MENDEL obtained essentially the same results as KNIGHT long before him, but that he believed to have found constant numerical relations between the different types obtained.

In the second place that MENDEL had the misfortune to run up against KERNER VON MARILAUN and NÄGELI, two authorities, who both were convinced to have obtained conclusive evidence that species-hybrids were constant, so that MENDEL's results obtained from crosses of gardenpeas, even, if correct, could not have any general bearing.

Moreover MENDEL's not being a biologist, has probably played a role also in the disregard of his work. NÄGELI's disregard at least can hardly be explained in any other way than by assuming distrust of results obtained by an inmate of an out-of-the-way monastery, of whom nobody had previously heard. Yet MENDEL had sent to NÄGELI a number of packages of his hybrid seeds with precise predictions as to the characters of the plants to be raised from them. NÄGELI, unfortunately, trusted the sowing of these important seeds to one of his gardeners and apparently took very little further notice of them. He had too much evidence, which to him seemed to be conclusive, that the hybrids he was best acquainted with: those of *Hieracia* were constant.



We now know that not MENDEL, but NÄGELI was deceived, that his *Hieracia*-hybrids owed their apparent constancy to apogamy, and that the law of segregation discovered by MENDEL was not limited to hybrids between so called varieties only, but extended to at least some species-hybrids.

Not however to all; evidently mendelian segregation — depending, as it does, on a regular interchange of the members of a pair of chromosomes — can apply fully only to hybrids between forms whose number of chromosomes is equal.

Other kinds of hybrids must exist when forms, differing in chromosomenumbers are crossed and such have actually come to light. TÄCKHOLM, and simultaneously and independantly from him, Miss BLACKBURN and Dr. HARRISON have shown that several *Rosae* are very peculiar hybrids of this kind, so that TÄCKHOLM could even show that nearly all the *Rosae*, growing spontaneously in Europe, North Africa and Western Asia, which up to the time of his investigation, were all considered as good species, are, in fact, very ancient hybrids of a very peculiar kind. I will illustrate this by one example. The ordinary *Rosa canina* of Europe possesses 35 chromosomes, 14 of these are arranged in pairs, 21 are single. *Rosa canina* therefore possesses 7 bivalent chromosomes and 21 univalent ones, or, easier expressed, in BLAKESLEE's terminology, 7 disomes and 21 singles.

The divisions in the pollen mothercells occur in such a way that the four ordinary microspores contain 7 chromosomes, derived from the disomes and but a few or none of the singles. All the other microspores arisen from the pollen mothercell get derivatives from the singles only and degenerate. This is the cause of the large amount of abortive pollen in the wild *Rosae*. In the makrospores the reduction usually takes place in such a way that the eggcells obtain 28 chromosomes, 7 derived from the disomes and all of the 21 singles. By selffertilisation the original number of 35, 7 disomes and 21 singles, will therefore be restored in all cases in which pollengrains with only 7 chromosomes, derived from the disomes, are involved. In thoses cases in which pollengrains with a larger number of chromosomes are involved, the number of chromosomes would of course be larger than 35. There is however no necessity to assume that the latter actually ever are involved, as it is not at all

improbable that pollengrains with more than 7 chromosomes do not sprout, because v. OVEREEM found in the case of triploid *Oenothera*'s that, although pollen with all chromosomenumbers between 7 and 14 was formed, only such as contained either 7 or 14 chromosomes was able to fertilise the eggcells.

Selffertilisation however is rare in the *Rosae*; in most cases they reproduce apomictally — possibly from nucellar buds, how is not yet clear — which of course contain, as all vegetative tissue 35 chromosomes, so that the greater part of the *Rosae* of Europe are *very ancient F<sub>1</sub> hybrids, arisen thousands of years ago, and conserved as such by apomictal reproduction*. A certain amount of diversity of them can of course be caused by selffertilisation as the 7 disomes allow mendelian segregation. TÄCKHOLM himself assumes for part of the diversity vegetative mutation. He says:

„The enormous polymorphy characterising the section *Caninae* might, to a large extent, be ascribed to this obvious hybridism. However mutation phenomena have no doubt contributed to the polymorphy. In this case, the mutations must be vegetative, produced in apomictal stocks. MATSSON (Svensk Bot. Tidskr. 1912) has in a sowings of *tomentosa*\* *subcristata* found some forms differing from the mother. The flowers had not been castrated. Nevertheless, that one of these forms which I examined, probably was not produced in a sexual way, is evident from the chromosomeset being quite the same as that of the investigated *tomentosa*-forms representing the F<sub>1</sub>-type (7 gemini and 21 unpaired chromosomes).

Of course the possibility of mutation exists — as remarked before in heterozygous forms also — but the evidence for it must be very much better founded than the one case, here mentioned: a deviating form obtained from a not castrated heterozygous plant, which plant certainly produced pollengrains with 7 chromosomes, (even if it produced viable ones with a higher number) so that the cytological evidence does not at all exclude the possibility of selffertilisation.

Hybrids between a *Rosa canina* with 28 chromosomes and another species with 7 chromosomes in its pollen, can of course, if selffertilised, segregate as far as the chromosomes which enter into pairs with one another are concerned, but will possess all

those characters of the mother, which are caused by the 21 singles, which are derived from that mother only, they therefore are segregating hybrids, which all have some maternal characters in common.

Nor are the *Rosae* the only kind of not purely mendelian hybrids. Among the *Oenotherae* van OVEREEM has brought to light the peculiar fact that *semigigas*-forms, triploid forms, can simulate mendelian segregation to an astonishing degree, and I can fully confirm this from my own cultures. The explanation is the following. These triploids which possess 21 chromosomes distribute their chromosomes during the reduction-division in the makrospore mothercells in one of the four following ways:  $\frac{14}{7}$ ;  $\frac{13}{8}$ ;  $\frac{12}{9}$ ;  $\frac{11}{10}$ .

so that eggcells with 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13 and 14 chromosomes are formed, all of which are viable; the reduction division in the mikrospore mothercells takes place in the same way, but only those pollengrains which contain either 7 or 14 chromosomes are able to cause fertilisation.

The children consequently form a motley crowd, due to their different chromosome numbers, depending on the kinds of eggcells and the kinds of pollen combining with one another, as the following tabulation shows:

eggcells	pollen	somatic cells of child
7	+	7 = 14
8	+	7 = 15
9	+	7 = 16
10	+	7 = 17
11	+	7 = 18
12	+	7 = 19
13	+	7 = 20
14	+	7 = 21
7	+	14 = 21
8	+	14 = 22
9	+	14 = 23
10	+	14 = 24
11	+	14 = 25
12	+	14 = 26
13	+	14 = 27
14	+	14 = 28

The result therefore *simulates* mendelian segregation, while the real cause of the diversity is unequal chromosomedistribution. The most peculiar kind of hybrids discovered so far however, is that of some sugarcane hybrids as described by BREMER. A cross of a gamete of *Saccharum officinarum* with 40 chromosomes with one of *Saccharum spontaneum* with 56 chromosomes gives a hybrid with 136 chromosomes instead of one with 96 chromosomes as one would have every right to expect. This curious result is caused by a longitudinal splitting of each of the 40 *officinarum* chromosomes previous to pairing, so that 80 *officinarum* chromosomes meet 56 *spontaneum* chromosomes, which gives a total of 136. The actual pairing which subsequently occurs leaves no singles so that probably 56 *officinarum* chromosomes pair with 56 *spontaneum* chromosomes, while the rest of the *officinarum* chromosomes, twenty-four in all, pair with one another. We consequently get 56 hybrid disomes and 12 pseudo-hybrid disomes in the zygote.

This fact, that chromosomes can split longitudinally, previous to pairing with others, has considerable theoretical importance in connection with WINGE's hypothesis of the *derivation of the individual chromosomes of a particular set from different sources*, by a hypothetical process which he calls indirect chromosome-binding. This process is imagined to take place in the way indicated on p. 403. Fig. 2.

$x =$	<table> <tr> <td>A</td> <td>B</td> <td>C</td> <td>chromosome-</td> </tr> <tr> <td>9a</td> <td>9b</td> <td>9c</td> <td>number</td> </tr> <tr> <td colspan="3"><hr/></td> <td>9</td> </tr> </table>	A	B	C	chromosome-	9a	9b	9c	number	<hr/>			9		
A	B	C	chromosome-												
9a	9b	9c	number												
<hr/>			9												
The primary zygote A $\times$ B receives :	<table> <tr> <td colspan="3"><hr/></td> <td></td> </tr> <tr> <td>9a</td> <td>+</td> <td>9b</td> <td></td> </tr> <tr> <td colspan="3"><hr/></td> <td></td> </tr> </table>	<hr/>				9a	+	9b		<hr/>					
<hr/>															
9a	+	9b													
<hr/>															
After longitudinal splitting of these (indirect chromosome-binding) we find in the zygote A $\times$ B	<table> <tr> <td colspan="3"><hr/></td> <td></td> </tr> <tr> <td>2 <math>\times</math> 9a</td> <td>+</td> <td>2 <math>\times</math> 9b</td> <td></td> </tr> <tr> <td colspan="3"><hr/></td> <td></td> </tr> </table>	<hr/>				2 $\times$ 9a	+	2 $\times$ 9b		<hr/>					
<hr/>															
2 $\times$ 9a	+	2 $\times$ 9b													
<hr/>															
The gametes, formed by the plant developed from the zygote A $\times$ B will consequently obtain :	<table> <tr> <td colspan="3"><hr/></td> <td></td> </tr> <tr> <td>9a</td> <td>+</td> <td>9b (nova species: D)</td> <td>18</td> </tr> <tr> <td colspan="3"><hr/></td> <td></td> </tr> </table>	<hr/>				9a	+	9b (nova species: D)	18	<hr/>					
<hr/>															
9a	+	9b (nova species: D)	18												
<hr/>															
The primary zygote D $\times$ C then receives	<table> <tr> <td colspan="3"><hr/></td> <td></td> </tr> <tr> <td>9a</td> <td>+</td> <td>9b</td> <td>+</td> <td>9c</td> <td></td> </tr> <tr> <td colspan="3"><hr/></td> <td></td> </tr> </table>	<hr/>				9a	+	9b	+	9c		<hr/>			
<hr/>															
9a	+	9b	+	9c											
<hr/>															
After longitudinal splitting we find in the zygote D $\times$ C	<table> <tr> <td colspan="3"><hr/></td> <td></td> </tr> <tr> <td>2 <math>\times</math> 9a</td> <td>+</td> <td>2 <math>\times</math> 9b</td> <td>+</td> <td>2 <math>\times</math> 9c</td> <td></td> </tr> <tr> <td colspan="3"><hr/></td> <td></td> </tr> </table>	<hr/>				2 $\times$ 9a	+	2 $\times$ 9b	+	2 $\times$ 9c		<hr/>			
<hr/>															
2 $\times$ 9a	+	2 $\times$ 9b	+	2 $\times$ 9c											
<hr/>															
After reduction in D $\times$ C the gametes obtain :	<table> <tr> <td colspan="3"><hr/></td> <td></td> </tr> <tr> <td>9a</td> <td>+</td> <td>9b</td> <td>+</td> <td>9c (nova species E)</td> <td>27</td> </tr> <tr> <td colspan="3"><hr/></td> <td></td> </tr> </table>	<hr/>				9a	+	9b	+	9c (nova species E)	27	<hr/>			
<hr/>															
9a	+	9b	+	9c (nova species E)	27										
<hr/>															

Fig. 2. Indirect chromosome binding after Winge.

This new species E, although a homozygote, has nevertheless derived its chromosomes from three different sources and consequently is a hybrid, so that even the pure line is not above the suspicion of being of a hybrid nature.

If this hypothesis of WINGE should prove to be correct — and the *Saccharum* case points that way — it would of course emphasize the great role which hybridization has played in evolution.

No doubt WINGE's hypothesis very nicely explains the series of chromosome numbers within such genera in which each species differs from the preceding one by the so called cardinal number as f. i. in the case of *Chrysanthemum* :

<i>Chrysanthemum coronarium</i>	9
„ <i>leucanthemum</i>	18
„ <i>morifolium</i>	27
„ <i>Decaisneanum</i>	36

Another fact which speaks in favor of WINGE's hypothesis is the occurrence of pairs of chromosomes of different shape in a particular set as f. i. in the case of BLAKESLEE's *Datura stramonium*.

	haploid	diploid
extra Large	1 L	2 L
large	4 l	8 l
large Medium	3 M	6 M
small medium	2 m	4 m
small	1 S	2 S
extra small	1 s	2 s
	12	24

Or in that of the three pairs of *Drosophila*, which differ so conspicuously from one another that one might very well imagine them to have been derived from three different sources.

We consequently see that even a pure line is not above the suspicion of hybridity, that it may have derived its chromosomes from different sources, so that we are only beginning to realise how much hybridization, besides mendelian one, may be going on in nature.

What then is the

#### *Cause of Evolution.*

Although diversity was the actual starting-point of DARWIN's Selectiontheory, all of us were so thoroughly convinced of the necessity

to apply to variability to explain the existence of this diversity, that even MENDEL's work was not able to lead us away from the road of variability.

I well remember how on a walk during a beautiful summerday in the Thuringian mountains, now some 10 years ago, the idea forced itself upon me: transmittable variability does not exist, all what has been described as such was either diversity within a group of individuals, erroneously considered to be of the same genotype, or segregation from heterozygotes, erroneously considered to be homozygous.

Nobody is responsible for his thoughts, nor deserves either credit or blame for them, but it is the duty of the scientist to follow them up and to test their value. This I have done ever since.

At the time the thought occurred to me, a notable objection offered itself at once: varieties were supposed to differ fundamentally from species. Hybrids between varieties were generally supposed to segregate; such between species to be constant.

Yet, CORRENS, experiments with *Mirabilis* and BAUR's and my own with *Antirrhinum* had already shown that this could not be a general rule and we now know, that we cannot distinguish varieties from species by crossing.

What then, if transmittable variability should not exist, if the genotype were immutable by itself, could be the cause of change and consequently of Evolution?

The remarkable diversity which the  $F_2$  of a cross between *Antirrhinum majus* and *A. glutinosum* showed, induced me to consider hybridization as the cause of change and made me put forward the theory of evolution by means of hybridization.

That the diversity so obtainable is enormous and far surpassed anything that had ever been imagined on a basis of variability there is no doubt. That the simultaneous production of so large a number of different forms offered a much better chance to natural selection than a few sports could possibly do, there could be no doubt either, while it had already been proved by DE VRIES that the so called continuous or fluctuating variations were nothing but modifications. I therefore felt and still feel, that if DARWIN had known of the great diversity caused by a cross, he would certainly have considered these diverse forms, arisen simul-

taneously, as admirable material for his theory of the origin of species by natural selection.

The proof of the pudding however is in the eating and I cannot help feeling, that the pudding served to us, since I first ventured to publish my theory, tastes strongly after hybridization.

While DE VRIES in his mutation-theory predicted that the cause of the polymorphy in *Oenothera*, in *Draba verna*, in *Viola* and in *Helianthemum*, as well as the nebulae of the older systematists in *Rubus*, *Hieracium*, *Rosa* and *Salix* would prove to be due to mutation, we now know that in all these cases, as far as examined — and this has been the case with all of them except *Helianthemum* — even those who are yet inclined to ascribe part of that polymorphy to mutation, must admit that hybridization is responsible for by far the greater part of it, while I myself do not think that there is any proof for any influence of mutation in any of these cases.

There is another group of plants which is the despair of taxonomists: the *Cacti* and I was much gratified to see, during my stay at Tucson in Arizona, that in their polymorphy hybridization also, to say the least, has played a considerable role.

Not only could MAC DOUGAL show that hybrids between *Cacti* segregate, but he could also show that many at least of the wild *Cacti* are heterozygous to such a degree that he could not use certain *Echinocerei* for instance, for his experiments to change the plasmatic constitution by injection. Moreover there are a number of presumably wild hybrids known among the *Cacti*, as was assured to me both by Prof. THORNER, the authority on the vegetation of the Arizona desert, and by MAC DOUGAL and the latter's proof of the heterozygosity of wild *Cacti* whose hybrid nature was not suspected, leaves no doubt that this assumption is correct.

What is more important still, is the fact that MAC DOUGAL could show, by observations running over a number of years, that the highly remarkable diversity in flower color in the case of *Opuntia versicolor*, running from pale yellow, almost white, to dark yellow, through pink, bordeaux-red of all shades to deep bluish red, is not variable at all, but typical for each individual. Now this diversity in color is exactly what we would expect to arise by segregation after a cross and as these *Cacti* repro-



duce themselves mainly by broken off branches, in other words asexually, it is evident that it was this asexual mode of reproduction which preserved the diversity which was the result of crossing. I have no doubt that several of these forms will prove to be heterozygous and am looking forward to this being tested.

The behaviour of plants, which have been multiplied in some asexual way, for a longer or shorter time, is of course a splendid test as to their mode of origin. We all know, that when we sow the guarded seeds of tulips, hyacinths, plums, pears etc, and, as I have recently seen in Riverside, of *Citrus* also, we get a motley crowd, showing that all these domestic products are hybrids, and as there is every reason to believe — as DARWIN rightly insists upon — that new forms arise in nature in a similar way as under domestication, this fact again speaks in favor of hybridization being the cause of evolution.

This origin by means of hybridization of our domestic plants may probably be extended to most of our domestic animals also. Mr. HOUWINK's experiments in Meppel tend to show that at least three species of wild fowl, to wit *Gallus bankiva*, *Sonnerati* and *furcatus* have taken part in the formation of our domestic poultry, as he was able to show that hybrids between them are perfectly fertile, while Prof. GHIGI of Bologna has shown, that probably at least two species: to wit *Columba livia* and *Columba leuconota* have taken part in the formation of our domestic pigeons.

That, also in nature, hybridization between animals is much more common than was suspected and that many so called species of wild animals are heterozygous, has been shown by GEROULD in the case of the alfalfa butterfly as well as in that of various other American insects and birds and by GHIGI in the case of the pheasants of the Himalaya, in that of various species of birds around the Mediterranean and in that of African species of *Numida*. The *Numida*-case, the case of the guinea-fowl is especially interesting because DARWIN cites it as a case of an animal, which notwithstanding its transportation from an arid African habitat to a humid English one, did not „vary”.

GHIGI could prove that it does vary in the Darwinian sense in its native country, but only in those regions where it comes into

contact with another *Numida*-species and hybridizes with it; its so called varieties therefore are, just as the varieties of so many New England *Violae*, as shown by BRAINERD, alterations caused by crossing.

Taking all in all, I have no doubt, that hybridization has been and still is an important factor of evolution.

Some objections may occur to you to accept it as the only cause and I myself do not think that it explains all diversity.

Allow me to consider first the objections which have come to my knowledge and then to explain at which point, to my way of thinking, the influence of hybridisation stops.

The first objection which naturally presents itself, is that deviations have been observed in pure cultures from organisms, such as fungi and bacteria, which multiply asexually only.

A case which appeared especially convincing was a form of *Botrytis cinerea* with colorless sclerotia obtained from a single spore strain of *Botrytis cinerea* with normal black sclerotia by BRIERLY and which was, at first, described by him as a mutation. Afterwards however BRIERLY considered the question whether a single strain culture in the case of multinuclear spores, such as *Botrytis* possesses, is a guarantee of purity and concluded that it was not.

Referring to BURGEFFS crosses of various forms of *Phycomyces nitens*, BRIERLY says:

„In the asexual form of reproduction spores are delimited within sporangial heads into which there have passed an indefinite number of nuclei. The multinucleate spores germinate and reproduce the coenocytic mycelium. If, therefore, the original hyphae are genetically impure, this condition will be maintained in all succeeding generations, for the sporangiospores merely reproduce the genetic condition of the hyphae which give rise to sporangia. Opportunity for genetic contamination occurs at sexual reproduction, for this process is merely a fusion of two multinucleate gametes to form a multinucleate zygospore, which on germination gives rise to a coenocytic mycelium containing nuclei of both parental strains. There will be an equal chance for both types of nuclei to pass into the sporangia and be included in the multinucleate spores. A single-spore strain may thus be heterocaryotic. If now this form at sexual maturity fuses with a third form, and so on, the genotype

of any particular isolation may be extremely complex. As, moreover, the sporangiospores are delimited and the walls of the zyogametes laid down without any apparent regard either to the condition, the number, or the position of the nuclei they separate, there is no absolute surety that two single-spore strains derived from an original single-spore strain will have the same genotype." After discussing some other cases he continues:

„These considerations applied to the fungus *Botrytis cinerea* throw an entirely new light upon the value to be attached to the colourless strain. *Botrytis cinerea* possesses a multicellular mycelium, each cell of which contains many nuclei. The conidiophores are multinucleate and a small but indefinite number of nuclei pass into each conidium. Throughout the whole of the vegetative and reproductive mycelium the septa are laid down by a diaphragm-like growth from the hyphal walls, irrespective of the number or condition of the nuclei thus separated. Each conidium therefore merely reproduces the genetic constitution of the original cell of the mycelium in which its conidiophore arose. Many thousands of such asexual generations, would therefore, not alter the genetic constitution of the organism, and there is no sexual process. The possibility of genetic contamination is brought about by the occurrence of hyphal anastomoses. In the extremely rare chance of a fertile conidiophore arising from a cell contaminated by the nuclei or cytoplasm of a genotypically different individual lies, I believe, the explanation of the colorless form of *Botrytis* described. While this possibility exists, it is more consonant with the principles of scientific methodology to accept this interpretation than to formulate a mutational hypothesis of the origin of the aberrant strain."

In the case of bacteria, we know so little of the cytology that a proper discussion is not possible, but it is rather a suggestive fact that from different sides sexual reproduction is now claimed to occur among bacteria and that a case is known in which the altered form constantly gives rise to two types of colonies, one similar to the obvious parent and one like itself, the former breeding true, the other later again splitting off the former, a behaviour like that of a hybrid, splitting off recessives.

As to *Protozoa* we know so little as yet about the significance of their mikro- and makronuclei in heredity that no conclusions

drawn from them can have decisive weight. JENNINGS himself admits that the possibility of sexual unions, and consequently of hybridization is not excluded in his experiments with *Rhizopoda*.

A more serious objection could, at first sight, be derived from the great diversity among *Flagellate*-groups like the *Peridineae*, which reproduce, as far as we know, asexually only. In the first place however, no „mutations“ as far as I know have been described in this group, in the second place we must not forget that very much simpler *Flagellates*, like *Chlamydomonas* possess sexual reproduction, so that, even if no sexual reproduction among *Peridineae* should exist, they may yet very well have been derived from ancestors which did reproduce sexually and consequently could hybridize. In this respect it would be interesting to know whether *Peridineae* are haploid or diploid, in the latter case perhaps apogamic, organisms.

Another objection which has been made against my views, is one, rather based on sentiment than on any other consideration, to wit that it is inconceivable how from a hybrid between two invertebrates a vertebrate could arise. Even if it were, I fail to see how this could be inconceivable to Dr. DENDY, who raised the objection, because he himself sees no difficulty in imagining the origin of a vertebrate from *one* invertebrate.

The last objection I am aware of, is put interrogatively: „how do you explain the origin of the *first* diversity?“

This of course is a philosophical question, raised on an assumption, to wit, that at the beginning there was no diversity, a standpoint very akin to the one of creation of the universe out of nothing.

It seems to me that creation out of nothing is quite inconceivable, and certainly outside the pale of science and that the idea that all organisms must have arisen from a single kind of urplasma is a mere survival of the creation-myth which ascribes the origin of all races of mankind, black, red, yellow or white to a single Adam and Eve.

We know of course nothing of the way in which the very simplest forms of life have arisen, and as long as this is the case I see no reason to give any preference to the belief that but one kind of urplasma has arisen above the more general assumption that different kinds of urplasma arose, in other words, that diversity of life

has existed from the moment that life arose, and here we come to the point where the limit of the influence of hybridization is reached.

All we know of hybridization is connected with the nucleus. with the chromosomes; the cytoplasm is out off its reach.

While I am writing this, I am looking upon the majestic masses of granite in the Yosemite-valley; they have been modified by erosion, by freezing and thawing, by the scorching of the sun and by glacial action, and the marvellous scene upon which I am looking is the result of all these modifying agents. But that imposing scene was, in the last instance, determined by the structural properties of the granite itself; had the rock been of another kind, then the result would have been another too.

An analogon to the granite in lifeless nature, is, it seems to me, the cytoplasm in the living world; it is, I take it, the cytoplasm which determines the nature of the great phyla, it are the chromosomal sets, whose composition changes continuously by repeated hybridization, which have differentiated within these phyla the smaller groups up to the so called species.

Similar views, though not going to the extent here accepted, have been expressed by CONKLIN and LOEB so that I am in good company. It would of course be of the greatest importance to settle the size of the groups possessing the same kind of cytoplasm; up to the present moment, my efforts in this line have been completely frustrated, and the reason, in full accordance with the above surmise, is probably the very great extent of these groups.

Such is also the opinion of palaeontologists. who are more and more inclined to assume that the origin of the great phyla lies very far back.

In his Presidential Address at Edinburgh SCOTT states, that in his opinion, the idea that the Gymnosperms descend via the Pteridophytes from ferns, an idea which he once held himself, must be discarded in view of a very much older origin of the seedplants, probably as old as any of the accepted groups of vascular Cryptogams. In connection with this view he cites the opinion of PAUL BERTRAND, that the *Cladoxyleae*, a very curious group of plants of upper Devonian strata, have been *Phanerogamia*. If this view became confirmed, the result would be that the *Phanerogamia* had come into existence as a special phylum, arisen very

low down, during a phase when the differentiation between stem and leaf was still in its infancy.

CHURCH takes a still more radical view; he puts the origin of the different phyla of plants as far back as the *Flagellates*, a view which would give special weight to the division of the *Cormophytes* in *Polyciliatae* and *Biciliatae* which I proposed many years ago.

The assumption of original diversity is of course a polyphyletic one and such an assumption seems to me to be best in accordance with the present standpoint of palaeontology.

The view here presented of course does not need to assume that every phylum, now existing, has had its own initial cytoplasm, because we know that among lower organisms fusion is not limited to the nuclei but affects the cytoplasm also, so that in a similar way as nuclear hybridisation has been the cause of diverse chromosome sets, cytoplasmic hybridisation may have multiplied the different kinds of cytoplasm, which have — so called spontaneously — arisen.

All this of course is speculation; I have mentioned it only because I have so frequently been asked to present my views on the ultimate consequences of my theory.

Having done this, I now beg leave to say something about the species-question.

At the Toronto-meeting of this Association BATESON has said, that any day the origin of a species might be discovered. I flattered myself to have shown in the case of *Antirrhinum rhinanthoides* that a linnean species can arise by hybridisation and I see no reason why such diverse races as are known among poultry, rabbits, dogs etc., which almost certainly owe their origin to hybridisation should not be considered as species. In the *Origin* (p. 16) DARWIN himself says: „Altogether at least a score of pigeons might be chosen, which, if shown to an ornithologist, and he were told that they were wild birds, would certainly be ranked by him as well defined species. Moreover, I do not believe that any ornithologist would in this case place the English carrier, the short faced tumbler, the runt, the barb, pouter, and fantail in the same genus; more especially as in each of these breeds several truly-inherited sub-breeds, or species, as he would call them, could be shown him.”

Yet, DARWIN does not consider them as such, because (p. 18) „hardly any cases have been ascertained with certainty of hybrids from two quite distinct species of animals being perfectly fertile”, while the hybrids between all the breeds of the pigeon are perfectly fertile.

I fancy that it is this very reason which prevents BATESON from accepting the evidence of any form obtained artificially as conclusive, in the question of the origin of species; that he also considers mutual sterility as the character par excellence of the species.

This view seems to me untenable; the number of species which produce fertile hybrids is increasing daily, while on the other hand we know of self-sterile plants, whose pollen and eggcells should, if sterility of a cross were a sure indication of specific difference, be considered as specifically distinct.

It seems to me that the belief that species should be sterile with one another is nothing but a survival of the idea that species have been separately created and therefore *should not* interbreed.

To my way of thinking, the species-concept has ceased to exist since it was proved that evolution had taken place.

Inherent to the species-concept is the doctrine of its immutability, the doctrine that all ancestors of a particular type have been of that very type themselves.

Since this view was proved to be untenable the species-concept should have been abandoned.

The Linnean species, to which BATESON refers, is no element of descent, it is simply a group of morphologically similar, not of genotypically identical, individuals and may be, and in many cases doubtless is, polyphyletic in origin.

We do not find species in nature, what we observe there are different individuals, not different species. Some of these habitually interbreed, form a pairing community or syngameon and it are these syngameons which we, erroneously, designate as species.

Within these syngameons a certain number of different kinds of chromosomes (certainly greater than the chromosome number characteristic of that syngameon, just as in a house a large number of different kinds of chairs may be present, even if in each room of that house say only four chairs are placed) are present, and their different combinations, or in the case of crossing-over, the different

combinations of their parts, cause together with modifications the diversity which we observe within that particular syngameon and allow a certain amount of adaptability. This diversity however is limited; it does not transgress the limits of the syngameon in question, it is limited to such diversity as is presented by the different colors of eyes, of hair, or, if one prefers a morphological example, to the different features, or qualities of mind within for instance the syngameon which we call white-man.

As long as such a syngameon remains closed, as no pairing with members of another syngameon takes place, all characters considered to be characteristic of that syngameon remain constant: a white woman never bears a negro-child to a white man, and this constancy of the so called essential characters of the syngameon makes taxonomists consider it as a species.

When it opens, when it allows members of another syngameon to enter into it, much larger changes take place, evolution sets in as f. i. in the case when Spaniards mixed with Indians and the Mexicans arose, or, again, Spaniards mixed with Malays and Philippino's came in existence.

How far such changes go, depends on the comptability of the chromosomes introduced with those already present in the syngameon and on the degree of difference between these and the latter. As an example of considerable changes so produced I may cite the results of the introduction of chromosomes from the syngameon *Antirrhinum glutinosum* into that of *A. majus*.

The immediate result of a cross is endless diversity; nature immediately begins to play havoc with this diversity, and this elimination leads to the isolation of different types. In other words nature applies the same principle which man applies in breeding: isolation. In this respect DARWIN is perfectly right: the way in which domestic races arise is the same as that in which „species“ arise in nature. There is however considerable difference: man selects — isolates — with a particular end in view: the adaptation of the organism to his needs, DARWIN *imagined* a way by which nature *could* do something similar, to wit adapt the organism to its own needs, to the conditions under which it has to live, by a process which led to the survival of the fittest. Against this part of the parallel between selection by man and by nature a good



deal can be said; it assumes that elimination in nature always or at least in a majority of cases hits the less fit, while the great destruction going on in the egg-stage f.i. speaks very much against this view.

We shall presently hear of Dr. TOWER's experiments on this momentous question, here I will only remark, that the great diversity arising after a cross and the diminution of that diversity in succeeding generations doubtless shows that elimination takes place, on a considerable scale in nature.

On the principles enunciated, it seems to me, that the peculiar distribution of different closely related birds and plants over a limited area with many natural barriers, such as the Galapagos-islands, on which DARWIN laid so much stress, is much more easily explained on the assumption that the segregates of a cross have been distributed over these islands, and part of them isolated on each of them, than on the basis of any theory of variability.

I need not dwell any longer on the fact that the groups which taxonomists call species are no units, the experiments of JORDAN with *Draba verna* and, notably, the recent ones of MACALLUM with *Parthenium argentatum* show that these are composed, when there are no barriers between their members, of a large number of different forms frequently extending over a vast territory. This is exactly what we would expect to occur, if the group of forms which we are wont to consider as a species, had arisen from a cross, because we know, that if no isolation sets in, the diversity of the  $F_2$  of a cross is apt to be maintained to a considerable degree in succeeding generations.

I do not of course, for a moment, mean to say that every species — arisen by hybridization, as all are, if my theory be correct — maintains the diversity of the  $F_2$  generation of the cross to which it owes its birth, as it would do, if the breeding had been promiscuous and all descendants had survived. Every cross in nature has undergone the influence of elimination and therefore none has escaped the isolation of particular segregates, be it because some segregates flowered at different times or because others died, thus isolating the remaining ones, for instance because some were killed by frost or drought and others were not, but I do maintain that if, at the present moment, certain parts of Mexico in which *Parthenium*

*argentatum* grows, were flooded and others remained above water, we would obtain on such islands a similar distribution of closely related *Parthenium*-species, as we now find in the case of animals and plants on the Galapagos-islands, and I think the *Parthenium*-case a particularly good one, because Dr. MACALLUM could show that its forms possess a considerable amount of shrivelled pollen which is, to say the least, a suggestive indication of their hybrid origin.

So it seems to me, that, at the present moment, the most probable view of evolution, is evolution by means of hybridization and this view seems to me so very natural, not only because it is based on that very general property of living matter: sexual reproduction and explains its meaning but also because it brings the origin of diversity in lifeless nature — chemical combination — into line with that in living nature: hybridization.

---

I might stop here, were it not that I have heard it objected that on the basis of my views, which do not admit the existence of mutation, I must assume that the urplasmata contained already all those bearers of the millions of characters now exhibited by living organisms.

This objection of course is again based on the assumption of the existence of organoid gens, an assumption which I consider to be ill-founded.

I certainly do not accept the presence of all present day so called gens in the urplasmata, but if we do not speak of gens — hypothetical things — but of potentialities, I do not see any objection against the assumption that all what has been realised was already present *in potentia* in the urplasmata, because this must evidently have been the case, as otherwise it never could have been realised. Ex nullo nihil fit.

If in the atoms the potentiae to form chemical combinations had not been present, these chemical combinations could never have been formed.

## DARWINISM.<sup>1)</sup>

### AN ANALYSIS BY OBSERVATION AND EXPERIMENT. A DIGEST AND PRELIMINARY STATEMENT OF RESULTS,

by WILLIAM LAWRENCE TOWER  
(Carmel-California)

#### INTRODUCTION.

The publication of DARWIN's Hypothesis of the Origin of Species by Means of Natural Selection initiated an epoch in the investigation and consideration of evolution. The idea of evolution antedated DARWIN by many centuries but his Hypothesis of Natural Selection was the first of several hypotheses of the method of evolution that gained widespread attention and seemed for many years to provide a naturalistic explanation as well as a usable working hypothesis. The initial effect of DARWIN's Hypothesis was to provide a plausible explanation for a vast number of phenomena in the living world which previously seemed unrelated and mysterious on the basis of any conceptions then in existence, thus bringing some order and relationship into knowledge that had been chaotic.

Popular estimation still associates DARWIN's name with the origination of the idea of evolution but his contribution was the Hypothesis of Natural Selection as a method of the origin of species and it was instrumental in bringing about an increasing acceptance of the idea of evolution, so that the principle of evolution has become a generally accepted underlying concept in all departments of knowledge. By Darwinism should be understood the method of evolution which DARWIN proposed and not the idea of evolution, and it is in this sense that the term Darwinism is used in this paper.

1) Read at the meeting of the American Association for the Advancement of Science at Salt Lake City, Utah, July 1922.

DARWIN's Hypothesis of Natural Selection rests upon the fact that of the number of organisms produced in each generation, only a few survive to reach sexual maturity and become the progenitors of the next generation. This huge juvenile death-rate, while recognized by QUETELET and others before DARWIN, was used by DARWIN as the basis in fact, to which he added the hypothesis that those individuals attaining the adult condition were those best adapted to encounter successfully the conditions into which the accident of birth thrusts them. Nature was regarded as exercising a choice or a selective preservation of the best adapted members of each generation. In this action Nature was conceived of as operating in ways analogous to those employed by man in the improvement and alteration of races of domesticated plants and animals.

If the Hypothesis of Natural Selection is accepted as true, either because it provides a facile means of explanation and interpretation, or is believed to be true for any other reason, there is comparatively little in the way of natural phenomena, especially among organisms, which cannot be explained and interpreted by Natural Selection. Difficulties, of course, are encountered, but not insuperable ones, since all that is necessary is to alter the field of selective activity from the individuals and their environment to portions of the individual, as in histonal selection, and when this does not suffice, with equal facility to move the theatre of combat for survival into the germ plasm. On this terrain, WEISMANN's germinal selection is unassailable; can neither be observed nor investigated; and the principle of Natural Selection is rendered impregnable as the cause and explanation of the modification and evolution of organisms.

The Hypothesis of Natural Selection, therefore, is most plausible and easily usable as well as one of the most elusive means that we have of interpreting and explaining problems relative to organisms. If the Hypothesis is accepted as true, because it can be used to explain so much without demanding more proof of its operation than is available, the user is explaining and interpreting nature on the basis of a belief. However, there are other beliefs derived from divers sources which are quite as facile in providing satisfactory explanations and interpretations.

The difficulty with the Hypothesis of Natural Selection is that there is very slight evidence of any kind that the principles of operation formulated by DARWIN are actually working in nature. Instances of elimination such, for example, as WELDON's crabs in Plymouth Harbor, BUMPUS' English sparrows in New York and a few other like instances have been held to show elimination taking place along lines similar to those which DARWIN conceived as operating in nature. Rare instances of this sort hardly provide adequate proof that Natural Selection was changing the species observed.

The entire problem of Natural Selection centers around the character of the individuals that are eliminated as well as around the reason why they failed to survive; and until much more is known concerning this aspect of the fundamental fact that underlies Natural Selection, DARWIN's Hypothesis will continue to be a plausible explanatory hypothesis, but without definite proof. It is not easy to determine, there are, in fact, perhaps no criteria available at present whereby it is possible to decide categorically whether the individuals eliminated are unfit and unadapted. Consequently for the present the problem must receive elucidation from observation and experiment by indirect attack.

I have sought evidence in support of the principle of Natural Selection that was not based upon assumption and plausible explanation.

These observations and experiments have centered around the question of . . . *whether those individuals which persisted and reached maturity are those which possess variations of a nature such that they are thereby more efficient than their fellows and hence are better able to compete successfully in the struggle for existence. or whether the survivors are those individuals whose chance position, when the accidents of life happen, saves them from extinction and eliminates their less fortunately placed companions.* This is the crux of the whole situation concerning Natural Selection; that is, whether it is fortuitous variation or accidental position which determines survival. It is this aspect of the Natural Selection problem that is considered in this paper. Upon

the collective answers to the question depends the fate of DARWIN's Hypothesis of Natural Selection. If the collective results from the work of many investigators with divers organisms in different places and not in collusion show the preponderance of either one of the two alternatives presented, we shall then know far more certainly than is known today whether the principle of Natural Selection is a reality in nature or not.

In this paper are presented a digest and a general statement of some results obtained with reference to the fundamental question asked concerning the operation of the principle that underlies the Hypothesis of Natural Selection. These results are derived from two types of effort; first, by statistical observations devised to give an answer to the question; and, second, by experimental tests, employing large enough groups so that whatever resulted would be expressed statistically in sufficient frequencies to be significant.

#### BY STATISTICAL OBSERVATION IN NATURE.

Biometric biology arose in response to the demand for evidence concerning the validity of DARWIN's Hypothesis, and along with this requirement went the hope that by statistical methods knowledge could be obtained concerning the rate of evolutionary changes and their direction. The results thus far are disappointing, and this is often attributed to the statistical method itself, when, in fact, it is mostly due to improper use of statistical methods. In these observations I have employed statistics solely as the means of determining and expressing the answers obtained to definite questions.

My method has been first to formulate a precise proposition for investigation and then to find in nature or to arrange the proper settings to test the proposition. Whatever happened would be the result of actual operations expressed statistically and would leave me no opportunity for interpretation or explanation. Whatever resulted would be impersonally determined and the errors possible would be in judgment with respect to the organization of the test

or in the inaccuracies of observation. In general, the errors that might arise from judgment were eliminated by placing the observations directly in nature. I shall present in condensed form some results derived from the observation of groups of mimetic butterflies, some instances of protective resemblance and some instances of the eliminating effect of the physical environment.

### MIMETIC GROUPS.

The cases of so-called mimicry, of which numerous instances have been described, are, in general, explained with facility by the Hypothesis of Natural Selection. That these resemblances exist, is true and it appears that the Hypothesis of Natural Selection is probably the most plausible and generally accepted explanation for them. The explanation of these cases rests upon the assumption that a predacious enemy finds the mimic far more edible than the model, which is usually assumed to be inedible. The predacious enemy, discriminating between the edible and the inedible, selects for consumption those individuals least resembling the non-edible form. As a consequence, there is constant elimination from which only those individuals of the mimic escape which most closely resemble the model. This is a plausible explanation, and my question was, whether evidence of such elimination could be obtained. In these instances, especially in the butterflies, birds are generally assumed to be the efficient, intelligent, discriminating factor that produces the selective elimination in the edible form of those least resembling the model.

Accordingly in 1904 after a preliminary survey in the previous year, locations were staked out in the rain-forests of southern Vera Cruz, Mexico, where butterflies of the alleged edible and non-edible families *Danaidae*, *Heliconidae* and *Pieridae* were abundant, presenting instances of so-called mimicry. These locations were plots from ten to a hundred metres square and were marked by long iron stakes driven deep into the ground. Through opportunities made possible by the Carnegie Institution of Washington I was enabled to visit these areas two or more times a year, so that in all between 1904 and 1911, twenty-two censuses were taken upon each of the plots, or 220 censuses for the series.

In these locations unaltered natural conditions prevailed. The butterflies were abundant and their enemies were present in the strength nature provided, so that whatever elimination took place was the result of the struggle for existence in the forest and was not due to anything that I introduced. On each visit to these locations, the area was marked off with white cord stretched between the posts and further subdivided into plots two metres square. With a force of keen-eyed natives, each plot was gone over inch by inch and all of the wings of all the Lepidoptera that were found were gathered for examination.

It is well known that predacious enemies, as a rule, do not devour the wings of Lepidopterous insects, but these are bitten off and dropped. It is found that Lepidopterous insects killed by birds show a relatively clean cut across the base of the wing when the wing is severed from the butterfly's body by a bird's beak. Those killed by ants have a portion of the body wall adhering to the base of the wing, as do those killed by spiders, in which case a considerable portion of the body often remains. It is relatively easy to distinguish the wings of Lepidoptera killed by birds or by vertebrate enemies from the wings of those killed by predacious invertebrates. For convenience we may divide the findings into two classes or into eliminations due to vertebrate and invertebrate enemies. Vertebrate enemies are assumed by Natural Selectionists to exercise discrimination, but I know of no instance in which this discrimination has been attributed to ants, dragon-flies and spiders.

The wings of the Lepidoptera recovered were sorted out and in this sorting every doubtful instance was attributed to the vertebrate enemies, so that the efficiency of the enemies supposedly possessing discrimination and capable of the selective effect was given the benefit of every doubtful case. As an added precaution that no wings should be missed and to guard against any discrimination on the part of my searchers, due to their finding out exactly what types were of most interest to me, they were paid one centavo for every ten pairs of wings found, so that the more wings, the more money.



The general results from 220 censuses on ten plots scattered over about five miles of the valley of the Rio Motzorongo, showed that of all the Lepidoptera, which included both day and night flying types of about five hundred species, less than one per cent of the total could be attributed to elimination by vertebrate enemies (0.967%). Of the models and mimics, which were all of them day fliers, the mass figures of those killed by vertebrates were, for models 0.489%; and for mimics, 0.509%. The chief eliminators were spiders, ants and dragon-flies, in the order mentioned, whose combined efforts eliminated — 99.50% of those found dead. In the 220 censuses from the ten plots, 2,219,754 pairs of wings were recovered during the eight years of observation. Among them were 891 pairs of wings from the models and 973 of the mimics.

These results from different locations in the same general area of untouched tropical rain-forest, where conditions were operating, as far as could be determined, in a perfectly natural, ordinary manner, showed that the eliminating effect supposed to exist with reference to these models and mimics is substantially 0.50%, affecting both practically alike. There was not the difference in either numbers or percentages between the models and mimics eliminated that, *a priori*, we should expect to find if the selective capacity of vertebrate enemies actually existed. It must be remembered also that this 0.50% eliminated by vertebrate enemies represents 0.50% of the individuals of that generation reaching adult condition, so that the total selective effect by the predacious vertebrate enemies upon a generation is extremely small.

It may be contended that the findings are not relative to the problem because it may be alleged, as some enthusiastic Neo-Darwinians have done, that since the mimetic state has attained its supposedly perfected condition, selective elimination is no longer operative. It is difficult to understand how it happens that in the unknown past, birds and other vertebrate enemies exercised discriminating powers between the edible and the non-edible, but are not doing it, apparently, at the location where these observations were made. I shall not be surprised if some expert mimeti-

cist considers these data to prove the perfection of mimicry to a degree that enemies are no longer able to discriminate between models and mimics. However it would be of interest to have conclusive evidence that the postulated discrimination exists at all. There is no escape from the consequences arising from the fact that of all Lepidoptera killed over these plots, only 0.967% or about 21,464 were killed by all vertebrate enemies, which is too slight an elimination to have any determining effect in any selective alterations.

Similar results were obtained between 1905 and 1907 in the valley of the Rio Coatzacoalcas, and between 1911 and 1914 in the valley of the Rio Changuinola in northern Panama. In all of the locations specimens were taken of the living adults at the time each census was made, especially of the models and mimics, for comparison with the eliminated. These collections of the survivors were later compared with the eliminated with the result that in the color patterns no differences were detected between the two groups. These color patterns are supposed to be the principal basis of elimination and it is reasonable to expect that if the activities postulated by the Hypothesis of Natural Selection were realities in nature, findings different from those obtained would have been discovered.

The general conclusion from these observations is that it is chance position relative to the accidents of life that were operating in the elimination of these models and mimics, rather than any favorable or unfavorable characteristics possessed by either the survivors or the eliminated. Moreover the eliminated made so small a percentage of the adults that it did not indicate any intensity of struggle for existence against the selective predacious enemies. Of course it may be assumed that juvenile conditions are correlated with mimetic adult characters and that the selective action takes place in the approximately 90% or more of elimination that occurs in each generation before the adult condition is reached. It is precisely this sort of contention which has been too commonly indulged in. I did not find what I expected to find, and since the selective effect was not found to be operating on the basis of the mimetic patterns, there is no *a priori* reason to suppose that the juvenile

stages possess mimetic values. They emphatically do not possess them, as shown by some individuals reared in 1906 at Orizaba.

### PROTECTIVE RESEMBLANCE.

Instances of alleged protective resemblance in shape, pattern, color and form of Lepidoptera to leaves, lichens and other objects have been described in great numbers. The usual interpretation of the similarities in appearance between Lepidopterous form and coloration and parts of plants or other objects, is on the basis of the operation of Natural Selection. That is, it is assumed that the resemblance protects the possessor and makes attack by predacious enemies less frequent and successful; and that in any species showing this alleged protective resemblance, those less well protected by closeness of resemblance to the model are the ones eliminated. In consequence, a selective elimination operates constantly to bring about increased closeness of the resemblance. This sounds reasonable and is a plausible hypothesis that conceivably could account for the production of the very numerous cases of alleged protective resemblance. As far as I am aware, no serious effort has been made to discover whether elimination such as is assumed to take place, is an actuality in nature. There is another aspect of this protective resemblance that should be mentioned, although it cannot be discussed in this paper to the extent deserved; namely, whether or not the organism possessing this supposedly protective simulation habitually uses it for protection and concealment.

The observations presented in the preceding section gave also a considerable body of information with regard to supposedly protectively colored Lepidoptera. Among the wings of eliminated butterflies and moths collected in the twenty-two censuses in each of the ten Motzorongo locations, or from 220 censuses in all, a large number of wings of butterflies with leaf-patterns, leaf-shaped wings and so on were found. Corresponding to these collections of the eliminated, samples of the non-eliminated members of the protected butterflies were taken for comparison with the eliminated. The gross result for these 220 censuses over a period of years showed that the supposedly protected forms were largely eliminated in the adult state by spiders, ants and dragon-flies in the order

mentioned, with about 0.70 % eliminated by predacious vertebrate enemies (0.694 %). In those eliminated by the vertebrate enemies, I was unable to detect any differences in pattern, form or any other aspect of the supposed resemblance to some model. I expected to find that the eliminated would, in general, consist of those which bore less resemblance to the model than did the surviving individuals. I was chagrined at these results, but there is no logical way of escaping the significance of the findings. The method employed left no loophole for interpretation or explanation.

The second aspect of protective resemblance, namely, whether these characteristics are actually utilized by the organisms possessing them as means of concealment, was attacked in another way. This consisted in following individual butterflies of species showing protective devices and recording their behavior, especially of certain species that resemble the East Indian *Kallimas*. The somewhat similar American types resemble *Kallima* in form, size and leaf-like markings on the ventral surface of the wings, of which so much has been made as a conspicuous case of protective resemblance. In 1906, while living in Orizaba, Mexico, I had opportunity to observe these butterflies closely in my own garden. This delightful tropical garden of two and a half acres, containing a great variety of plants, was a favorite haunt of these butterflies and also of a number of species of insectivorous birds. By following individual butterflies without disturbing them as they went about their daily occupations, I made records, sometimes over two hundred for an individual butterfly, of where he alighted after a short flight with reference to the use of his form and pattern as a means of concealment. It is obviously impossible in this paper to present the data in detail, but the general outcome of the entire set of observations was that in 0.408 % of the places where they came to rest from their flights would the protective resemblance be of any concealing use at all. Just over 50 % (50.861 %) of their places of rest were brightly illuminated spots, where, instead of attempting to resemble a fallen leaf, they slowly opened and closed their wings, displaying the brilliant surface coloring, so that the combined motion and color made them highly conspicuous. I also found when one was chased and sought refuge from the predacious pursuit of

a butterfly-net, that it was quite as apt to rest on the white-washed wall of my house as upon any other place, and in only two instances did I ever see one of these butterflies, when pursued, come to rest on a twig where his form and coloration might be considered as acting as the Hypothesis postulates.

On several occasions insectivorous birds were observed to attack these butterflies, but I was not able to discover that form, coloration or habits served to protect them in the slightest. One of their favorite haunts for spending the night was on the white-washed wall under the eaves of my house, where they might be considered to resemble dead leaves, but as a matter of fact, their resemblance did not protect them from certain nightflying species of goat-suckers that I repeatedly observed picking them off. Other night-birds were undoubtedly active, because a large magnolia tree which was also a resting place at night, showed nearly every morning one or more sets of wings that had been nipped off from the bodies during the night by some predacious vertebrate.

It is not known, of course, either in these instances of protective resemblance or in the mimetic groups, what proportion of the adult members of any generation was eliminated, and I know of no way of making even an approximately reliable determination. Of those that were eliminated, all evidence was overwhelmingly against the predacious agencies that are assumed to operate, while  $\pm 91,5\%$  of the eliminated met their death through the instrumentality of spiders, ants, dragon-flies and other predacious insects that have never been alleged to exercise any discrimination. I made effort to discover whether there were evidences of their possessing this discrimination, but never discovered any. The fact that the total eliminated in both groups showed no discoverable differences between the eliminated and the survivors, permits of but one conclusion, namely, that elimination depended on chance position relative to the accidents of life rather than upon protecting qualities. When it is recalled that all of these activities refer to the two or three per cent of each generation which are assumed to reach maturity, it is obvious that the selective effect of the elimination is too trivial to have the modifying effect necessary to produce

these examples of mimetic and protective resemblances. The only escape from the conclusion that Natural Selection had nothing to do with these phenomena is by added assumption, as, for example, that Natural Selection acted in past time but is no longer operative. This is an illogical assumption to make, because it is contrary to the principle of the uniform action of natural forces and also involves the unanswerable question of why the process operated in the past but is not found to be operating in the present. I know of no answer; there is a sufficiency of plausible explanations, so the only deduction possible is that while Natural Selection furnishes a plausible hypothesis in explanation of these cases, there is no evidence that the hypothetical activities are realities in nature. Consequently, to be scientifically honest, it is necessary to admit that there is no evidence in support of any hypothesis concerning the origin and production of these supposedly protected forms. nor even that they are protected at all.

The entire topic of protective form, coloration, mimicry and so on, as far as I have been able to observe it in the American tropics, is much more obvious and real when we are examining specimens in a museum than it is when we encounter these specimens in their natural habitats. Protective adaptation is one of the bulwarks of the Natural Selectionists and appears more often as an illustrative example of the operation of Natural Selection than does any other phenomenon pertaining to organisms. In many respects these protective resemblances provide a crucial test of the Hypothesis of Natural Selection, because, while many other organic phenomena can conceivably be explained upon more than one hypothesis, these alleged highly adaptive protective devices thusfar seem explicable only on the basis of Natural Selection.

#### ELIMINATION BY PHYSICAL ENVIRONMENT.

Abundant speculations exist concerning the action of physical factors of the environment in Natural Selective effects, but relatively few of these conjectures are based upon adequate observations. The observations of WELDON on the crabs in Plymouth Harbor, those of BUMPUS on the sparrows killed in New York as the result of a severe storm are interesting, suggestive and indicate

an elimination that may have been determinative in its direction due to physical forces in the environment. A number of instances of this general type of action have come to my attention especially while living and working in the tropics and in the deserts. A few of them have been of such a nature and under conditions where it was profitable to continue the observation. All of them gave results that were identical in principle and one example must suffice for the purposes of this brief paper.

*Leptinotarsa panamensis*, inhabiting the humid areas in the Isthmus of Darien, Panama and northward into Costa Rica, is interesting from the fact that the egg-shell is thin, delicate and only slightly resistant to desiccating influences. The egg dries up easily and a relatively brief period of dryness will so desiccate the eggs of this insect that they do not hatch. After they have hatched, the same degree of dryness, even if continued through the entire larval period is not fatally antagonistic to their growth and development, and the same is true of the adults. This particularly susceptible period in the life cycle of these organisms is one that, through differences in the character and texture of the egg membranes, might conceivably be the basis of directive elimination as the result of the physical forces of the environment. It may be added at this point that the statements concerning the behavior of the egg of this species with reference to the water-balance relations of the environment are made from laboratory experimental tests and are not based upon interpretations of conditions found in nature. With this as the basis, it is of interest to see what happens in nature.

This species is fairly abundant all over the Republic of Panama and is constantly found at many locations in the Canal Zone. Its distribution is erratic and varies from year to year and even in different portions of the same season. In the northern part of Panama, the high Sierra Chiriqui, with their extremely humid eastern slopes and relatively dry western slopes, which have, nevertheless, many humid barrancas, afforded opportunity to test the questions of elimination with this species, due to the easily desiccated eggs. In 1912 a reconnaissance was made of the Chiriqui region and food plants were transplanted as well as seeds planted in twelve

selected locations that ranged in condition from those that would be constantly moist to those that would be rather constantly dry on the western slope. In 1913 an abundant supply of these beetles was obtained in the Canal Zone. They were taken indiscriminately and mixed without regard to their points of origin in the Canal Zone, an additional supply obtained in the valley of the Rio Changuinola, and all transported by horseback over the trail and distributed at random among the twelve stations selected in the previous year. Two months later the same trip was made again to inspect these experiments, along with other observations it was desired to make.

In all twelve locations the numerous beetles left for breeding purposes had reproduced abundantly, irrespective of the different environmental conditions, so that the reproductive process up to and through the deposition of the eggs was not interfered with. The success of the reproductive process differed greatly among the different stations. At the first three stations on the eastern slope, the progeny were numerous and flourishing. Three stations in the region of Boquetti were also in thriving condition, with abundant progeny. Of the six stations placed in drier locations to the south and west of Boquetti, the four driest showed a large number of dried-up egg-clusters on the under sides of the leaves, some of the adults still alive and laying eggs, but no living larvae, while each of two intermediate stations had abundant desiccated egg-clusters and a few larvae that looked neither healthy nor prosperous. As far as could be determined, the individuals of the parental groups had not been affected by their environmental conditions, and even at the driest locations, freshly laid eggs were discovered. In the following year, a hurried inspection was made in the spring, with the result that at the first three stations on the eastern slope, the beetles were present and breeding; at the three stations at the bottoms of moist barrancas there were also thriving groups; but at the six drier stations no trace of the introductions remained.

At a thirteenth station which was perhaps the driest one selected in the previous year, a group of food plants was found available, growing wild, and larvae were brought to this location from each of the



three stations in the barrancas and left to their fate. When this station was seen in the following year, a strong population of beetles was present, showing that the dry conditions were not prohibitive to the species after the egg stage had been passed. They had completed their transformation, aestivated successfully, emerged and were laying eggs, but these eggs had dried up precisely as in the other dry locations. The egg stage is apparently the crucial period in the life cycle of this beetle and largely determines its permanent habitudinal positions and adjustments. The point of interest for this paper is that neither in nature nor in experiment were any differences discovered to indicate that the eggs of this species, taken at random from wild examples and from stocks in captivity, had any properties upon which a differential survival capacity could be based. Both in nature and in experiment, elimination through desiccation was clearly due to fortuitous position rather than to different adaptive capacities. An instance of this kind is one that, conceivably at least, ought to yield differential survival results, if survival depends on the existence of best-fitted individuals, but no evidence of this was ever obtained.

The general result that comes from an examination of the problem of survival and elimination statistically investigated, in different locations and followed in many places through a period of years, has shown that elimination in nature in the instances examined is entirely due to the chance position that the eliminated happened to occupy relative to the accidents that constantly menace their existence and did not depend in any discovered respect upon adaptive capacities or variations. Elimination, as far as observed in these instances, would be non-efficient, non-directive and non-operative in any evolutionary process that is known. I am not asserting that natural eliminations may not have this directive effect, but only stating that as far as discovered in the instances examined, the effectiveness of elimination to produce changes and modifications of the organisms observed would be zero.

#### BY EXPERIMENTAL TEST.

The object of these experiments was to discover what was involved in elimination, that is, whether elimination was due to

chance positions or to adaptive qualifications possessed by the organisms concerned. This information was vital to the entire problem of selection. There is abundant evidence that artificial selection does not carry modification of a particular stock much, if any, beyond the natural range of variability of that stock and that highly selected races commonly revert to the average condition of the parental group when the selective tension is removed or lessened. The collective experiences of this kind have lead experimental evolutionists to the opinion that Natural Selection does not act as an originating force but as a conserving force. As DE VRIES states, it acts as a sieve. It is increasingly evident that the action of artificial selection is mainly that of a sorting out, purification and isolation of divergent conditions existing naturally in the original group. This is a very different process from that supposed to operate in Natural Selection, where the sorting that takes place is based upon adaptive survival capacities present in the heterogeneous array of progeny that are produced in every generation. The initial problem, therefore, was to obtain by impersonal test more accurate information concerning this assumed difference in survival capacity. A second problem, but one not considered in this paper, was to obtain evidence concerning the role of altered, hostile and new conditions relative to survival capacity and also with regard to what survived. That is, under varying conditions in experiment and in nature, does the process of elimination give any indication of actions similar to those which, by hypothesis, are the corner stone of Natural Selection.

#### WITH PLANTS.

The number of seeds produced by any of the higher plants is greatly in excess of the number that can reach maturity and many speculations exist as to how the elimination happens. A series of experiments was made between 1905 and 1908 with the seeds of *Solanum rostratum*. In 1904, about two litres of the seeds of this plant were collected at Guadalupe near Mexico City. These were gathered at random from an area of about four square miles and, to avoid any chance of selective influence, entire plants were taken when the seeds were ripe but before the burs had opened or had

fallen off. These were dried and threshed out, so that any selective effect that might have come from the picking of individual burs was eliminated.

In May, 1905, before the opening of the rainy season, two lots of these seeds of 10,000 each were counted out and planted in two locations on the Mexican plateau near the town of Apam. The location was one where none of these plants were growing and was well isolated in an abandoned Maguay field. The grass and herbaceous vegetation were removed from one plot and a corresponding plot but a few feet distant was left untouched. The seeds were distributed irregularly but were well scattered over the two areas. Brush was dragged back and forth over the first area, mixing the seeds somewhat with the soil. After the onset of the rains in June, the area was visited when the seedlings were about two inches high and a census was made, showing 8,931 in the favorable plot and 44 in the normal plot. At the same time a search of the surrounding region for plants of this species showed none growing nearer than about 3 kilometers, so apparently all the seedlings in the area were from the seeds which I introduced.

Late in June of 1905, two additional lots of 10,000 each were planted in a similar manner about 10 kilometers to the west of Cuernavaca. These plots were not seen again till September when the plants had reached a considerable size and had been subjected to some grazing by burros. No plants of the species were found within 1—1/2 kilometers of this location and then only sparingly, so that the growth on my two plots represented very largely if not entirely the result of the planting. The census made at this time showed in the favorable plot 9,117 plants, and in the normal plot, 3,046. The two plots were very uniform, so that the unmodified plot presented less difference from the first plot than in the other test. Late in September, well after the close of the rainy season, when no growth would take place until the following year, two other lots of 10,000 each were planted in an isolated location about three miles to the south of the Hacienda of Tetlama. These seeds remained in the plots over the dry season, germinating in June, 1906. The last week of June, 1906, a census was made, showing

in the favorable plot 7,197 seedlings and in the normal plot, 392 seedlings.

Another stock of seeds was gathered at Guadalupe in the autumn of 1905, and these with the 1904 lot were tested through 1905—1908. In all, 10 additional tests were made on companion plots, the first largely eliminating disadvantageous accidental position and the second preserving natural conditions unaltered. The total result of 200,000 seeds equally divided between the two types of location showed 94,047 germinating in the favorable locations, and in the natural locations where all the accidents due to position were preserved, 7,243 germinated.

In 1904 about a litre and a half of seeds of *Solanum hertwigii* were gathered at random near Cuernavaca over an area of about three square miles and similar collections were made in 1905 and 1906. These seeds were tested in precisely the same manner as in the preceding instances during the years 1905, 1906 and 1907 on five pairs of plots. Some of the seeds were fresh, some a year old and some two years old, and although age makes some difference in germinating capacity, the results massed in a combined figure shows that in the favorable plots of 50,000 seeds, 41,039 germinated; and in the normal type of plot, 2,479, showing as distinctly as in the tests with *Solanum rostratum* that survival depended entirely upon chance position.

In 1905, seeds of *Solanum lanceolatum* were collected on the deserts to the east of Tehuacan. This *Solanum* grows on the Tehuacan deserts and is subjected to most rigorous conditions of existence, so that I was interested to discover what reactions the seeds would show in the matter of survival. In September, 1905, two lots of 10,000 each were sowed as in previous experiments about four miles north of the Hacienda of Miahuatlan. A second sowing was made about four miles north of the Hacienda of Llyano Grande. The first two plots did not germinate in 1906, apparently for the reason that no adequate rains fell over the area, as none of the desert summer annuals appeared. Rains adequate to start the desert vegetation in the area caused the *Solanum* seeds

to germinate in the summer of 1907, and in the first plot the census made in August showed 6,009 plants, and in the second plot, 49. At Llyano Grande the seeds germinated in 1906 because this was the more favorable location, with 8,719 in the favorable plot and 832 in the normal plot. Similar tests were made in desert areas on the central plateau of Mexico near San Luis Potosi, Aguascalientes and Torreon and in semi-desert areas near Cuernavaca in the Balsas valley during the years 1906—1909. In all, eight pairs of plots were planted and the combined result showed 67,411 germinating in the favorable plot and 7,856 in the normal plot. These experiments, involving a large number of seeds of different plants show the uniform result that survival, in so far as it depends upon germination and the beginning of growth was not due to any adaptive capacities of particular variants, but was dependent upon the chance position that the seed occupied for germination. About a dozen other plants were tested between 1904 and 1910 in the effort to find a plant in which elimination was on the basis of adaptive constitution rather than chance position. I did not find one and have not yet succeeded in finding one that gives this result, much as I wish it for experimental purposes.

It may be objected that these tests were made with plants of relatively low variability in their natural habitats but this was definitely a part of my plan. The plan of experiment used eliminated any possible effects that might come from changed environmental conditions, which, hypothetically, at least, might introduce new and not easily calibrated factors into the experiment. It will be evident, I think, that this is the logical procedure and that it would serve to detect in a presumably uniform and stable population, the existence of those minute and obscure differences in adaptive capacity upon which changes that result in the production of new species by means of Natural Selection are supposed to be based. The whole series of tests was, therefore, carefully planned to eliminate the uncertainties and error that might come by using new environmental complexes, and, moreover, changed environmental conditions are another problem. With plants, all of the tests made give the uniform result that under native conditions, the elimination incident to germination and the beginning of growth is uniformly a function

of chance favorable position. No evidence of adaptive variations was discovered. It appears that the major elimination is the one we have been considering, so that whatever eliminative processes occur subsequent to this one, they are proportionately of less moment, in fact, are not unlike the statistical results that come from the examination of the cases of mimicry and protective resemblance.

It must be remembered that these data are for germination at the first opportunity presented, and that seeds might germinate later. It is not easy to evaluate this aspect of the problem; it introduces a complication but does not alter the character of the general result. Moreover, seeds delayed in germinating are constantly accumulating chances against their growth. With *Solanum rostratum* seeds, tests were made of these delayed germinations under laboratory conditions, with the result that few delayed germinations took place, and these did not differ in any discoverable manner from the normal. In the normal plots of 1905 at Apam, the growing plants were pulled up and destroyed at the census, so that no seeds were matured. In following years, delayed germinations appeared as follows; — 1906, favorable, 19; normal, 36; 1907, favorable, 21; normal, 7; 1908, favorable, 2; normal, 2; 1909, favorable, 0; normal, 0; with no plants forming seeds on the plots in any year. It does not appear that delayed germinations alter at all the correctness of the general conclusion regarding elimination.

#### WITH ANIMALS.

The examination of the fundamental problem in elimination and survival with animals is much more difficult than with plants, which, in many respects are ideal for this kind of investigation. With the resources that I had available, the most satisfactory subjects and locations were in the tropics, where restricted habitudinal relations, as well as greater freedom from human interference provided the best experimental arrangements. For these experiments I used isolated habitudinal groups of Chrysomelid beetles of the genera *Calligrapha*, *Leptinotarsa*, *Labidomera* and *Doryphora*, but for the purposes of this paper, I shall utilize examples from the genus *Leptinotarsa*, only. In principle, the results with all of the animal

materials used were uniform, but they differed in the details of the several series of observations.

Elimination in the animals used comes through relations to the physical factors of the environment, especially in the water-balance relation during the egg-stage, as already pointed out in the case of *L. panamensis*, and in the period of aestivation. The food relation is also important, as is the relation of various parasitic enemies, more rarely of infectious disease and only very slightly does the relation to predacious vertebrate enemies enter into the problem. The eliminating processes that take place during the rainy season deserve a brief mention, although it is not possible in the scope of this paper to present them in any detail. Predacious Hemiptera and egg parasites eliminate a few in the egg stage, and the same forces eliminate a small percentage of the larvae. Pupation in the rainy season is, not, as a rule, accompanied by high mortalities, and the freshly emerged adults are subjected to only sporadic and trivial eliminating agencies. To present adequately the question of elimination in these organisms, it would be necessary to consider many aspects in much detail, but the general result can be arrived at for the purposes of this paper by focussing attention upon an inevitable, annually recurring relationship.

In all of the tropical areas where I have worked, there is an alternation of wet and dry seasons, and in many locations they are sharply delimited. The reproductive and growth activities of the Chrysomelid beetles are limited to the rainy season, with the dry season passed in aestivation. For purposes of observation, I chose locations where the two seasons are sharply delimited, rather extreme in character, so that with the onset of the dry season all of these beetles would go into aestivation within a brief period. Well established, isolated habitudinal groups were selected and kept under observation for a period of years. These locations were visited at appropriate times for purposes of examination and census taking, and these censuses gave information concerning a number of evolution problems. For this paper, attention is focussed upon what happened during the period of aestivation, as it is evident that survival of this annual adverse dry period precisely determines what the population will be that will take part in the reproduction

of the two generations occurring in the following year. In all respects this is the most significant of all of the eliminating activities encountered by these beetles.

The general picture of one of these isolated colonies during the rainy season, as far as the numerical strength is concerned, shows the smallest adult population to be that which survives from aestivation, with a constantly increasing number of individuals in the colony up to the close of the rainy season, when they all disappear within a very few days with the onset of the dry season. The controlling eliminating process that holds these forms substantially at equilibrium, as far as abundance is concerned, through a period of years, depends upon what takes place during aestivation, so that the question in these animals is the same as it was in the plant, or, whether survival depends on chance position or upon favorable adaptive qualifications.

The method used in making the tests was to collect all of the adults of a colony at the close of the rainy season, separate the males from the females in different containers, and then, with the container under a dark cloth, the individuals were drawn out at random, until both sexes were separated into two numerically equivalent groups. Half the males and half the females were then put together and returned to the original colony, where they entered into aestivation as though they had never disturbed. A plot was selected in close proximity to the colony, differing from it as slightly as possible or not at all, spaded up fine to the depth of about two feet, the top leveled off smooth and covered with brush, bunches of grass and other native vegetation, into which were transplanted some of the food plants, and the whole inclosed either in a cloth or in an inexpensive wire cage. A native was hired to guard these plots, otherwise the cloth or the wire used was very prone to be rapidly appropriated for industrial uses. I remember one case with considerable amusement, in which such a plot was covered with a strong native cotton cloth, the only material available. To make it less conspicuous, it was generously spotted with fairly large splashes of black, green and gray paint. When I returned to Los Narancos the following spring, my cage was enclosing other



animals and was paraded about the district by sundry small boys as their nether garments. The arrangements provided a test much like that used in the case of seeds, because the soft, well-pulverized ground provided a more favorable terrain for aestivation than was afforded by the normal, habitual complex.

The statistical results derived from these tests showed uniformly identity of action, as illustrated by the results obtained with *L. signaticollis* in the region of Cuernavaca in the years 1905—1909; with *L. undecemlineata* at San Marcos on the savannahs of lower Vera Cruz at the same period; with *L. diversa* on the slopes of the Cerro Escamela near Orizaba between 1906 and 1909; and with *L. decem-lineata* not far from Dowagiac, Michigan between 1905 and 1908.

The tests with *L. signaticollis* involved three locations at Cuernavaca where the censuses showed for the natural plots a total of 19,679 entering into aestivation and a total of 2,194 emerging from aestivation. The censuses for the prepared plots showed a total of 19,679 entering into aestivation and 14,405 emerging from aestivation. From other observations it was known that a small percentage died before entering aestivation, but the number of these could not be determined for the tests, as their remains usually disappeared before the tests were again visited in the spring. There is marked disparity between the surviving numbers from the two types of plots, and, under the conditions of the experiment, this could have been due only to the difference in chance favorable position for aestivation.

Precisely the same type of result came from the tests with *L. undecemlineata* at San Marcos, where, in the normal plot 22,514 entered into aestivation and 3,374 emerged; and from the favorable plot, 22,514 entered into aestivation and 17,691 emerged. With *L. diversa* at Cerro Escamela, 12,427 entered into aestivation in the normal plots and 1,745 emerged; while in the prepared plots 12,427 entered into aestivation and 10,167 emerged. In the tests with *L. decem-lineata* near Dowagiac, Michigan, 31,450 entered into hibernation in the natural plots and 3,096 emerged; while in the prepared plots

31,450 entered into hibernation and 25,714 emerged. The combined result of these tests made on the savannahs of Vera Cruz, in the mountainous groups of the Mexican plateau at Cuernavaca and in the temperate regions of southwestern Michigan with different species under different but natural habitats showed uniformly that survival in these organisms during the principal eliminating period of their lives is due to favorable position and conditions rather than to favorable constitution.

### DISCUSSION AND CONCLUSION.

In three species of plants, 520,000 seeds tested showed that under natural conditions 10,335 out of 260,000 germinated, while under favorable conditions 228,742 out of 260,000 germinated. In four species of animals 172,140 tested gave 67,977 surviving out of 86,070, under favorable conditions; and 5,709 out of 86,070 under natural conditions of aestivation. In a total of 692,140 organisms tested, 16,044 survived out of 346,070 under natural conditions; and 296,719 out of 346,070 under favorable survival complexes. Unaltered normal habitats evidently afford abundant eliminating activities based, as in these tests, upon chance position. The only altered factor in these tests was the one that made favorable conditions in half the experiment during the phase of the life cycle where large elimination naturally takes place.

The relations of organisms in their native habitats are evidently extremely complex and the forces that determine elimination or survival are constantly present, so that each succeeding moment is a repetition of the test of the interactions between organisms and environing forces which might eliminate them. Although this is a constant relation, it is also evident that elimination occurs more frequently and in greater numbers at certain stages in the life of the organism than at others, and it is in these critical periods that the great reductions in the numbers of each generation take place. Consequently, these stages are the most profitable places to examine the problem of survival and elimination, because there we may expect to find in the most readily detachable and analyzable form whatever is happening in the way of eliminations and whether survivals have selective or adaptive trends.

The proposition formulated at the beginning of this paper underlies all aspects of the Natural Selection problem, and upon whatever solution is found for it will depend subsequent and special applications of the Natural Selection Hypothesis, especially in relation to changed environments, migrations and other conditions affecting organisms. It is evident that investigations of survival and elimination must be first oriented so as to prevent the entrance of complications that might come from the study of these phenomena in any other than in a normal environment. It was for this reason that the observations and experiments briefly presented in this paper were located and conducted as described. The results are the product of what was taking place in these plants and animals under their normal conditions. This information was a prerequisite for other experiments involving altered conditions of environment, for without knowing what occurred normally in their original habitats, no logical conclusion could be reached concerning what transpired in other experiments.

In all of the species of animals and plants subjected to observation and experiment, the results were surprisingly uniform, showing that the eliminations in the normal habitats were definitely a function of chance position relative to eliminating forces, with no evidence of survivals based upon adaptive characteristics. The uniform nature of this action appears clearer when the massed activity through a series of years and generations is observed than it does when a single generation is considered, because the conditions of two successive generations are not identical, any more than the growing seasons of two years are the same, and, in consequence, the details in these observations differ with generation, year and location.

The statement is often made that with increasingly adverse conditions it is the extremes in the population that are eliminated, until, under the most adverse conditions it is only the average individuals of the population that can survive. This is another problem, involving the normal eliminative activities plus the effect of adverse conditions, but in this effect of a composite of processes, the survival of extremes was as dependent upon chance position under adverse conditions as was survival under normal relations,

as some illuminating experiments at Tucson have shown. This problem we cannot consider in this paper.

As far as my observations have gone, they are diametrically opposed to the cardinal principle of the Hypothesis of Natural Selection. Natural Selection postulates that survival is based upon adaptive variations, and the results that I have obtained show uniformly that chance position relative to the accidents of life is the controlling relationship. If further examination by other observers, with other materials, in other locations and not in collusion with the Hypothesis of Natural Selection can build up an adequate body of knowledge concerning the processes of elimination, then it will be possible to decide upon the role of Natural Selection in evolution and upon whether it is an actuality in nature at all. In conclusion I must point out that even the sieve like action of eliminations involves the simultaneous operation of very many different processes, each of which must be individually analyzed as well as their combinations and their collective effect. These are inescapable relations that have existed during the course of every generation of all of the organisms that have ever lived and more accurate knowledge of them is vital to evolution studies. This paper is a preliminary statement of some results obtained in the effort to analyze that underlying problem of whether it is chance position relative to the accidents of life or favorable adaptive constitution that determines whether organisms are to survive or be eliminated.

# DE ERFELIKHEID VAN HET AL OF NIET BEZIT VAN „DRAAD” BIJ RASSEN VAN *PHASEOLUS VULGARIS* L.

## (HEREDITY OF STRINGINESS OF *PHASEOLUS VULGARIS* L.-VARIETIES)

door S. J. WELLENSIEK.

Bij de verschillende rassen van de prinsesseboon, *Phaseolus vulgaris* L., onderscheiden sommige zich door een bijna geheel afwezig zijn van de z.g. „draad”, die zich bij de meeste rassen langs de middennerf en de vergroeiingsnaad van het uitgroeiende vruchtblad ontwikkelt en die verwijderd wordt, voordat de peulen worden gekookt („draden” of „afhalen”). Geheel afwezig is de draad bij de bedoelde rassen niet steeds, maar het is dan onmogelijk hem als geheel te verwijderen, daar hij telkens afbreekt. We zouden in dit geval beter kunnen spreken van „vezel”. Soms ook vindt men van een draad niets dan een spoor ervan aan de peultop.

Litteratuur over de erfelijkheid van het al of niet aanwezig zijn van draad is mij niet bekend.

Teneinde over het erfelijkheidsgedrag van het hier beschouwde kenmerk meer te weten te komen, kruiste ik in 1920 onder leiding van Prof. A. M. SPRENGER op het Proefterrein van het Laboratorium voor Tuinbouwplantenteelt een drietal zuivere lijnen van draadvrije boonenrassen met het ras „Wagenaar”, dat een goed ontwikkelde draad bezit.

Een aantal bloemen van planten der draadvrije rassen, die als moederplanten dienden, werden gekastreerd; dit is bij de ingewikkelde inwendige bouw van de boonenbloem niet gemakkelijk, hetgeen als oorzaak mag worden aangemerkt van het betrekkelijk gering aantal gelukte kruisingen. Het ras „Hinrich’s Riesen bonte zonder draad” leverde 5 gehybridiseerde zaden; deze kruising Hinr. Riesen bonte z. d.  $\times$  Wagenaar werd gesymboliseerd door het

cijfer 1. De rassen „Volgers zonder draad” en „Chocolade bruine zonder draad” leverden 1 resp. 2 bastaardzaden; deze kruisingen Volgers z. dr.  $\times$  Wagenaar en Choc.-br. z. dr.  $\times$  Wagenaar werden gesymboliseerd door de cijfers 2, resp. 3.

Alle zaden, in 1921 als  $F_1$ -generatie uitgezaaid, leverden volwassen planten, die rijp zaad voortbrachten. De afwezigheid van draad bleek te domineeren, hetgeen tegen de verwachting van ons genetiees gevoel is.

Als  $F_2$ -generatie werden in 1922 alle zaden, door de  $F_1$ -planten voortgebracht, uitgezaaid. Door de zeer ongunstige groei-omstandigheden van dit jaar werd slechts een gedeelte van de uitgezaaide zaden tot volwassen planten, die nagegaan konden worden op het kenmerk in kwestie. De klassifikatie in de twee groepen „zonder draad” en „met draad” leverde geen moeilijkheden op en wees op een monohybride splitsing, hetgeen blijkt uit het volgende overzicht, waarin de nakomelingen van elke  $F_1$ -plant afzonderlijk zijn vermeld.

1  $F_2$  *Hinrich's Riesen bonte zonder draad*  $\times$  *Wagenaar*.

Nummer $F_1$ -plant	uitgezaaid aantal zaden	volwassen planten	zonder draad	met draad.
1—1	40	10	8	2
1—2	50	33	23	10
1—3	5	2	1	1
1—4	18	5	4	1
1—5	16	9	5	4
totaal:	129	59	41	18
teoretiese verwachting:			44,25	14,75
standaardafwijking:			$\pm 3,3$	$\pm 3,3$
werkelijke afwijking:			$-3,25$	$+ 3,25$

2.  $F_2$  *Volgers zonder draad*  $\times$  *Wagenaar*.

Nummer $F_1$ -plant	uitgezaaid aantal zaden	volwassen planten	zonder draad	met draad.
2—1	115	58	46	12
teoretiese verwachting:			43,5	14,5
standaardafwijking:			$\pm 3,3$	$\pm 3,3$
werkelijke afwijking:			$+2,5$	$-2,5$

3.  $F_2$  Chocolate-bruine zonder draad  $\times$  Wagenaar.

Nummer $F_1$ -plant	uitgezaaid aantal zaden	volwassen planten	zonder draad	met draad.
3—1	106	70	46	24
3—2	9	4	3	1
totaal:	115	74	49	25
teoretiese verwachting:			55,5	18,5
standaardafwijking:			$\pm 3,7$	$\pm 3,7$
werkelijke afwijking:			—6,5	+6,5

Alleen bij de derde kruising is de werkelijke afwijking groter dan de standaardafwijking, maar hij valt nog ruimschoots binnen de uiterst toelaatbare grenzen van het drievoudige van de standaardafwijking.

Nu alle kruisingen een monohybride splitsing in  $F_2$  vertoonen, mogen we de gevonden getallen bij elkaar tellen; we vinden dan:

kruisingsnummer	aantal $F_1$ -planten	zonder draad	met draad.
1	59	41	18
2	58	46	12
3	74	49	25
totaal:	191	136	55
teoretiese verwachting:		143,25	47,75
standaardafwijking:		$\pm 5,9$	$\pm 5,9$
werkelijke afwijking:		—7,25	+7,25

Er blijkt dus tussen de hier beschouwde draadvrije rassen en het ras Wagenaar een verschil van één faktor te bestaan met betrekking tot de al of niet aanwezigheid van draad. De dominantie van de afwezigheid der draad is in overeenstemming met het verschijnsel, dat in de praktijk geheel zuivere draadvrije rassen zelden schijnen voor te komen. Dit moet toegeschreven worden aan niet streng doorgevoerde stamboom-selektie.

Hoewel bij de door mij onderzochte rassen de kwestie van eenvoudige aard is, is hiermee niet gezegd, dat dit voor alle rassen geldt; theoreties is het heel wel denkbaar, dat er draadvrije rassen bestaan, die zich in meer dan één faktor onderscheiden van de draad-rassen.

## SUMMARY.

Some varieties of *Phaseolus vulgaris* L. are characterized by the absence of strings on their pods. Three of these varieties: „Hinrich's Riesen bonte stringless,” „Volgers stringless” and „Chocolade bruine stringless” were pollinated with pollengrains of the var. „Wagenaar”, that has a well developed string. In the  $F_1$ -generation of these crosses the stringlessness was dominant while in the  $F_2$ -generation there appeared a monohybrid segregation, yielding the following segregation-numbers:

1.  $F_2$  *Hinrich's bonte stringless*  $\times$  *Wagenaar*.

actual ratio:	41	stringless:	18	with string.
theoretical expectation:	44,25		14,75	
mean error:	$\pm 3,3$		$\pm 3,3$	
deviation:	-3,25		+3,25	

2.  $F_2$  *Volgers stringless*  $\times$  *Wagenaar*.

actual ratio:	46	stringless:	12	with string.
theoretical expectation:	43,5		14,5	
mean error:	$\pm 3,3$		$\pm 3,3$	
deviation:	+2,5		-2,5	

3.  $F_2$  *Chocolade bruine stringless*  $\times$  *Wagenaar*.

actual ratio:	49	stringless:	25	with string.
theoretical expectation:	55,5		18,5	
mean error:	$\pm 3,7$		$\pm 3,7$	
deviation:	-6,5		+6,5	

Taking together the results of the three crosses we get:

actual ratio:	136	stringless:	55	with string.
theoretical expectation:	143,25		47,75	
mean error:	$\pm 5,9$		$\pm 5,9$	
deviation:	-7,25		+7,25	

The actual ratio agrees well with the expected results and justifies the supposition that there exists a monofactorial difference between the above three varieties and the var. Wagenaar.



# ERFELIJKHEIDSONDERZOEKINGEN BIJ BOONEN

door K. TJEPPES en H. N. KOOIMAN.

## VII. BLOEMKLEUR EN ZAADHUIDKLEUR.

Over de erfelijkheid der zaadhuidkleur bij boonen zijn in den loop der laatste jaren verschillende onderzoekingen verricht en gepubliceerd, zoodat tenminste hieromtrent langzamerhand eenige positieve kennis is neergelegd. Het blijft daarbij steeds een moeilijkheid, de resultaten der verschillende onderzoekers met elkaar te vergelijken. Het aantal tinten, in de diverse kleuren, welke tinten alle als werkelijke raseigenschappen beschouwd moeten worden, is n.l. zeer groot, terwijl slechts over de genetische verhoudingen der duidelijk te onderscheiden hoofdkleuren eenige kennis bestaat.

Ook wij stuiten op dergelijke moeilijkheden, waar wij het verband tusschen de kleur der zaadhuid en die der bloemkroon wilden nagaan. Waar wij dus gegevens uit de litteratuur, overigens zeer weinige, aangeven, kunnen wij die dikwijls niet met onze eigen waarnemingen vergelijken.

Voor zoover in het volgende erfelijkheidsfactoren met letters worden aangeduid, verwijzen wij naar onze vroegere publicaties, in de eerste plaats naar het academisch proefschrift van KOOIMAN.<sup>1)</sup>

FRUWIRTH<sup>2)</sup> deelt over de kleuren van de bloemkroon de volgende gegevens mede, die vermoedelijk ontleend zijn aan een publicatie van VON TSCHERMAK<sup>3)</sup>, die ons echter niet onder de oogen kwam:

1) KOOIMAN, H. N. 1920. Over de erfelijkheid van de kleur der zaadhuid van *Phaseolus vulgaris*. Bussum, C. A. J. VAN DISHOECK.

2) FRUWIRTH, C. Die Züchtung der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen, Bnd. III. 1906

3) VON TSCHERMAK, E. „Die Gestaltungsweise der Mischlinge“. Zschr. f. d. landw. Versuchswesen in Oesterreich 1902.

„Weisse Blüte ist mit weiszem Samen korrelativ verbunden; nach TSCHERMAK auch mit Fehlen von violetten Flecken auf den Keimlappen. Ausnahmen von dieser Korrelation finden sich aber auch häufig. Meist ist allerdings weisse Blütenfarbe mit Weisz, Gelb bis Braun als Samenfarbe verbunden, und Rosa, Violett und Purpur als Blütenfarbe mit Inkarnat, verschiedenem Dunkelrot, Dunkelbraun und Schwarz als Samenfarbe. Es finden sich aber auch Formen, welche Weisz als Blütenfarbe und Rot als Samenfarbe, oder Rosa, Violett, Purpur als Blütenfarbe mit Weisz Aschgrau, gelb als Samenfarbe zeigen“.

Bij SHAW en NORTON<sup>1)</sup> vinden wij een tabel waarin de door hen onderzochte rassen worden opgesomd, en daarbij de volgende opmerkingen:

„An examination of the above table reveals several more or less constant correlations between blossom color and seed coat color. All white or eyed beans are accompanied by white blossoms. So far as the knowledge of the writers goes this is always true, unless it may be in some cases of eyed beans, when the eye is unusually large. With this reservation no certain exceptions have been observed among either commercial varieties or the crosses made. With the exception of Red Valentine all totally pigmented or mottled beans (dit slaat op de rassen, in hun tabel genoemd) show more or less color in the blossom. A few plants in certain lots of Red Valentine have shown slight color in the flowers, while in other lots a careful examination showed no colored flowers. As is shown later, more than one strain of Red Valentine has been encountered, and this may account for the occasional appearance of slightly tinged flowers. There are a number of commercial varieties having pigmented seeds and white flowers.

In these varieties black beans and pink flowers always go together, and this seems to be generally the case among commercial varieties whether the bean is solid black or black mottled, unless the mottling is confined to a distinct eye. Our records show a number of instances where a black or black mottled bean is said to have been

1) SHAW. J. K. en NORTON. JOHN. B. 1918. The Inheritance of Seed Coat Color in Garden Beans. Massachusetts Agricult. Exp. Stat. Bull. No. 185.

accompanied by a white flower, but such cases are very few among many where the flower is pink, and we are inclined to ascribe them to erroneous observations, usually of blossom color. Certain pigmentation of the plant as a whole seems to accompany certain blossom colors. The crimson flower of Blue Pod Butter is always accompanied by a deep purplish coloration of the entire plant. It is probable that the factor producing the pink flower and black coloration in the seed coat always causes also fine purplish lines on the stem and possibly a darker foliage than is found in non-pigmented plants."

JOHANNSEN<sup>1)</sup> vermeldt slechts het volgende geval: Bij kruising van een witbloeiend lichtbruinzadig ras (bruine boon) met een violet bloeiend ras met zwarte zaden was de  $F_1$  zwartzadig en bloeide violet. In de  $F_2$  was de splitsing:

witbloeiend 160		violetbloeiend 398	
zaadhuid lichtbruin	koffiebruin	zaadhuid paars	zwart
39	121	105	293

Op deze splitsing komen wij verderop nog terug.

Wat de opgave van FRUWIRTH betreft, kunnen wij bevestigen, dat een bepaalde zaadhuidkleur niet met een bepaalde bloemkleur behoeft samen te gaan. Als voorbeeld halen wij slechts aan, dat bruine boonen zoowel witbloeiend als lilabloeiend voorkomen, terwijl er ook violetbloeiende bruine boonen bekend zijn. Zoo wordt door TJEBBES sedert jaren een zuivere lijn, van JOHANNSEN afkomstig, gekweekt, die wit bloeit, naast een stam B6 met lila bloemen. De stam, door TJEBBES gebruikt bij een in een vroeger stuk beschreven kruising met stamkievitsboon<sup>2)</sup> bloeit daarentegen met violette bloemen.

Bij de kruising van bruine boon met dubbele spersieboon<sup>1)</sup>, waartoe een bruine boon met violette bloemen was gebruikt, ter-

1) JOHANNSEN, W. Elemente der exacten Erblchkeitslehre. Jena 1913. 2e uitgave pg. 62.

2) TJEBBES, K., en KOOIMAN H. N. Erfelijkheidsonderzoekingen bij boonen I. Genetica I pg. 325.

wijl de spersieboon witte bloemen heeft, zijn geen aantekeningen gemaakt over de bloemkleur tot en met de derde bastaardgeneratie. Bij een beperkte vierde generatie bleek echter, dat de bloemkleur daar kon zijn òf wit, òf lila, òf violet. Bij de najaarsbehandeling van het materiaal werd een verband tusschen bloemkleur en kleur van de zaadhuid geconstateerd, dat wij voorloopig als slechts voor dit geval geldend wenschen te beschouwen. Lila was recessief tegenover violet. Kooiman vond bij 9 series, die zoowel violet als lila bloeiende planten omvatten, deze in de verhouding 64:22, een zeer dichte benadering tot 3:1.

De factoren, die voor het verwekken van de kleuren in de zaadheid bij deze kruising werden aangenomen, zijn de volgende:

A. Grondfactor voor kleur; zonder A treedt nimmer kleur op.  
B. en C. Twee factoren, die ieder afzonderlijk, doch slechts in samenwerking met A. kleur doen optreden.

D. Doet een smalle zoom om den navel gekleurd zijn en veroorzaakt een zeer zwakke spikkeling over de geheele zaadhuid.

E. Werkt op de combinaties A. B.  $\frac{c}{C}$  en A.  $\frac{b}{B}$  C. kleurversterkend in, in de richting van koffiebruin.

F. Werkt op dezelfde combinaties op dezelfde wijze in, doch in de richting van violet. E. en F. te zamen werken in de richting van blauw tot zwart op reeds aanwezige kleur in.

Hoewel uit het relatief te weinig omvangrijke F 4-materiaal uit den aard der zaak geen definitieve conclusies te trekken zijn, kunnen wij vrijwel als vastgesteld aannemen, dat voor het optreden van bloemkleur in het behandelde geval een samenwerking van den grondfactor A. met een of meer der kleurenfactoren B., C., of D. noodig is.

Deze opvatting is o.m. gegrond op het feit, dat alle witzadige F 4 planten uit gekleurdzadige ouders — totaal 42 — wit bloeiden. In de dissertatie van Kooiman is aannemelijk gemaakt, dat in witzadige boonen de factor A. nimmer met een der factoren B., C. of D. samengaat. De voor de hand liggende conclusie is dus, dat in al het door ons bewerkte materiaal van de kruising bruineboon x dubbele spersieboon de factor A. met een der factoren B., C., of D. moet samenwerken, wil bloemkleur kunnen ontstaan.

Bovendien echter meenen wij, dat hier nog de medewerking van

den hierboven vermelden factor F. vereischt is, terwijl E. geen invloed heeft op de bloemkleur.

Wij vinden steun voor deze opvatting in de litteratuur. FRUWIRTH, boven aangehaald, geeft niet op, dat zwarte zaadheid met witte bloemkleur kan samengaan. SHAW en NORTON constateeren, dat hun geen uitzondering bekend is op den regel, dat zwarte zaadhuid gepaard gaat met gekleurde bloemen. Ook het geval van JOHANNSEN bevestigt dit. De eenvoudigste verklaring van zijn geval is n.l., dat bruine boon tot formule heeft A. B. C. e. f en zwarte boon A. B. C. E F. Wij krijgen dan verder:

F 1: (ABC) E. e. F. f. en in de F 2:

(ABC) e. f. bruin; (ABC) E. f. koffiebruin; (ABC) e. F. paars; (ABC) E. F. zwart.

Reeds nu kunnen wij dus enkele conclusies trekken aangaande den samenhang van kleur van zaadhuid en bloemkroon, en wel in de eerste plaats de lila kleur.

10. Er is een versterkingsfactor voor kleur, F., die in samenwerking met een (of meer) der factorencomplexen AB, AC, of AD. lila bloemkleur doet optreden.

20. Een geheel andere factor, die geen duidelijke inwerking heeft op de kleuren der zaadhuid, kan eveneens de bloemen gekleurd maken, gelijk de gekleurd- en witbloeiende bruineboonenrassen aantoonen. Of dit wellicht dezelfde factor is, die hetzelfde verschijnsel bij witzadige boonen veroorzaakt, gelijk FRUWIRTH meldt, is ons niet bekend.

30. In verband met de mededeelingen van SHAW en NORTON moeten wij aannemen, dat de onder 10 genoemde factor F. in zijn werking gestoord kan worden door den factor, die geogdheid veroorzaken.

Noemden wij factor A. een grondfactor voor kleur, zoo kunnen wij thans spreken van grond-factorencomplexen voor bloemkroonkleur. Deze complexen zijn niet alleen AB, en AC, maar ook AD, daar het ons gebleken is, dat factor F., die cryptomeer kan zijn, wat zijn werking op de zaadhuidkleur betreft, namelijk in de vormen, die alleen een geleurde navel hebben (A. b. c. D.), ook dan de bloem kleurt.

Elk der genoemde complexen geeft met F. lila bloemkleur. Geen der besproken factoren is echter de veroorzaker van het verschil

tusschen het lichte lila en het veel donkerder violet. Daar de verhouding, waarin violet en lila in de series, waarin beide kleuren optreden, zeer sterk tot het schema 3 : 1 nadert (gevonden 64 : 22), is het waarschijnlijk, dat een versterkingfactor, die wij G. zullen noemen, lila in violet omzet.

Hoewel het eenigszins lastig is, de factoren in verschillende kruisingsgevallen met elkander te vergelijken, willen wij hier even in herinnering brengen hetgeen aangaande bloemkleur is gezegd in onze mededeeling over een kruising tusschen stokkievits- en Haagsche witte boon.

Daar vonden wij <sup>7)</sup>, dat een factor S., zoowel hetero- als homozygotisch, in samenwerking met den grondfactor voor kleur, een lila (lichtlila) kleur in de bloem veroorzaakt. Komt daarbij dan de voor het bedoelde kruisingsgeval zoo belangrijke blauwfactor Bl., dan wordt de kleur intensief violet (donkerviolet) of lichter violet, al naar gelang Bl. homo- of heterozygotisch aanwezig is. De planten met licht violette bloemen zyn heterozygoot en splitsen altijd donkerviolet en lila af.

Wij zaaiden zaad van 1° donkerviolet bloeiende planten en kregen daaruit slechts donkerviolette (51) en witte (13). De drie planten, die alleen donkerviolette nakomelingen gaven (21 nakomelingen) bezaten zwartgestreepte zaden en waren dus Bl. Bl. S. S. De zeven andere, die onder hun nakomelingen (te zamen 43) ook witbloeiende hadden, (30 donkerviolet op 13 wit), hadden blauwgrys (6) of violet (1) gestreepte zaden en waren derhalve Bl. Bl. S. s.

Van 12 lichtviolet bloeiende planten werd zaad gezaaid. Twee ervan, (met de formule S S.), splitsten alleen donkerviolet en lila af en gaven 4 donkerviolet, 7 lichtviolet en 6 lila bloeiende nakomelingen. De meester echter (de 10 S. s.-nummers) gaven bovendien nog wit, namelijk 11 donkerviolet, 23 lichtviolet, 20 lila (samen 54 gekleurd) en 17 wit bloeiend. Van de gekleurden zijn er dus wat meer lila, dan te verwachten was; men bedenke echter, dat de families zeer klein waren en dat lichtviolet en lila lastig te onderscheiden zijn, evenals soms ook donker- en lichtviolet bij zonnig

7) TJEBBES K. en KOOIMAN A. N. Erfelijkheidsonderzoekingen bij boonen V. Analyse eener spontane kruising van de stokkievitsboon. Genetica III 1921 pag 34 en volgende.

weer. De getallen hadden zeer goed b. v. 13-28-13 kunnen zijn.

Het zou nu natuurlijk zeer intressant zijn, na te gaan, of de in deze proeven gevonden factor Bl. dezelfde is als de boven aangenomen factor G. A. priori schijnt het aannemelijk, maar er is ook veel, dat er tegen pleit. Controleproeven, waartoe wij tot dusverre geen gelegenheid hadden, zullen hier meerdere zekerheid kunnen geven.

#### VIII. Over de erfelijkheid van de eigenschap dorschbaarheid van de peul.

Spersieboogen onderscheiden zich van die soorten, waarvan de rijpe zaden voor consumptie worden gebruikt (dopboonen), doordat zich bij de laatstgenoemde bij het rijpen in de peulwanden een verhoutende laag van aanzienlijke stevigheid (perkament) ontwikkelt, die deze oneetbaar maakt. Daardoor krijgen de scheeden dezer dopboonen bij volkomen rijpheid een harden wand, die bij indrogen gemakkelijk open springt. Ten gevolge hiervan kan het zaad er goed uitgedorscht worden; wij noemen dit soort van boonen dus dorschbaar. Zij zijn steeds zonder moeite te onderscheiden van de spersie- en andere dergelijke boonen, daar die, opdrogende, den vorm, die ze als rijpende, maar nog niet droge peul hadden, verliezen, en een geheel ander voorkomen krijgen. Hun wand blijft tot het laatste toe vleezig zonder perkament, en bij het opdrogen, dat veel langzamer gaat dan bij de dopboonen, schrompelen de peulen in; het oppervlak wordt gerimpeld en de scheede snoert zich in sterker of zwakker mate rondom de zaden in. Hierbij trekt de peul zich meestal aan de eene naad sterker in dan aan de andere, zoodat ze sikkelvormig gekromd wordt. Dit soort peulen blijft altijd taaischillig; ze kunnen alleen gedorscht worden, als ze absoluut droog zijn, en gaan dan meestal nog vrij lastig en in stukken van de zaden af. Wij noemen ze daarom niet-dorschbaar.

VON TSCHERMAK heeft eens een mededeeling gedaan (zie FRUWIRTH 2) over een kruising van dorschbare boonen (glatte Hülse) en niet-dorschbare (stark eingeschnürte Hülse). Hij vond toen dorschbaar domineerend en constateerde een splitsing volgens het schema 3 dorschbaar: 1 niet-dorschbaar.

Wij hebben betreffende dit punt de volgende gegevens:

Bij de kruising bruine boon (dorschbaar)  $\times$  dubbele spersieboon (niet dorschbaar) was de  $F_1$  dorschbaar, terwijl in  $F_2$  splitsing optrad volgens dorschbaar 174 : 38 niet-dorschbaar. In de  $F_3$  bleek verder, dat van de 174 dorschbare 37 constant waren voor deze eigenschap, terwijl 130 series splitsten.

Nemen wij voor de dorschbaarheid een factor H. aan dan was de F: 39 H. H. 135 H. h. 38 h. h., waarbij 7 nummers, in welke dit kenmerk niet kon worden bestudeerd, over de beide eerste groepen verdeeld zijn. Verwacht werd een verhouding van 1 : 2 : 1, terwijl gevonden werd,

omgerekend op  $\Sigma = 4$ : 0,73 : 2,54 : 0,73

met bijbehoorde  $\sigma = \pm 0,12; 0,14; 0,12$

Indien er overeenstemming behoort te bestaan tusschen het verwachte schema en de gevonden cijfers, dan is die in dit geval wel heel zwak.

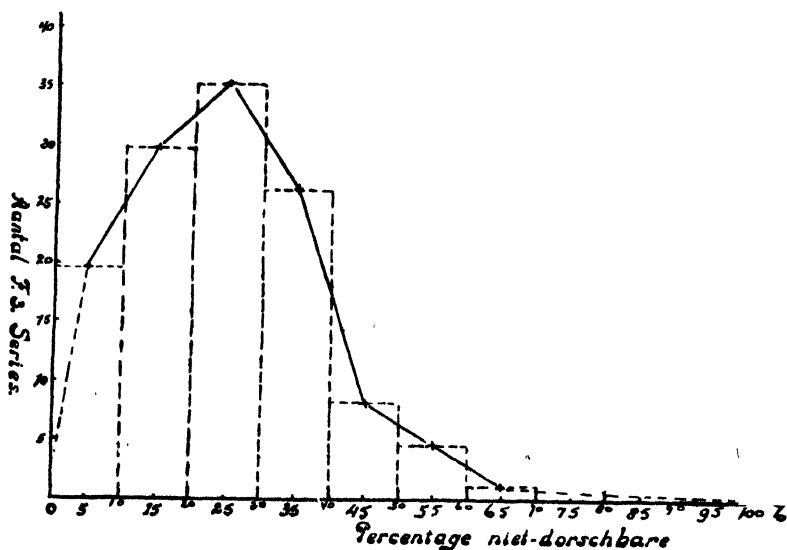


Fig. 1. Kromme ter grafische voorstelling van het verband tusschen het aantal series in de  $F_3$  en het percentage niet-dorschbare planten per serie.

Gaan wij echter de verhouding tusschen dorschbaar en niet-dorschbaar in de gezamenlijke splitsende  $F_3$  generaties na, dan vinden wij de getallen 1572 dorschbaar en 512 niet-dorschbaar.



Uitgedrukt in verhoudingsschema  $3,017 : 0,983$ , met een  $\sigma = \pm 0,03$ , derhalve in zeer goede overeenstemming met de verwachting. Wij vermoeden op grond hiervan dat toch wel degelijk een splitsing volgens  $1 : 2 : 1$  heeft plaats gevonden en vinden dit vermoeden versterkt door de studie van bijgaande kromme.

Hierin is aangegeven het verband tusschen aantal series en percentage niet-dorschbare planten. De klassegrenzen zijn daarbij vrij ruim genomen in verband met het beperkte aantal planten per serie, n.l. 20.

Deze kromme bevestigt o. i. vrij overtuigend ons vermoeden, dat de dorschbaarheid slechts door één factor wordt bepaald en dat de bastaard volgens het gewone  $1 : 2 : 1$ -schema splitst.

### R é s u m é. VII et VIII.

Le rapport génétique des couleurs des fleurs du haricot avec les couleurs des graines n'étant pas encore assez connu nous essayons de tirer les règles suivants de nos expériences des dernières années:

1°. Le facteur F. qui, collaborant avec le facteur fondamental A. et un des facteurs B. ou C. cause une couleur noire ou noirâtre dans la peau des graines, cause aussi, cette fois en collaboration avec les combinaisons de facteurs A. B., A. C., et A. D., la couleur lilas pâle des fleurs.

2°. Les facteurs qui empêchent le développement de couleur dans la peau des graines de manière que seulement une tâche oculaire autour de l'ombilic reste pigmentée, empêchent aussi la couleur de la fleur de se développer. Exceptés de ce règle sont les cas où la tâche oculaire est très grande (SHAW et NORTON).

3°. Un facteur qui probablement n'a point d'influence sur la couleur des graines peut aussi causer la couleur lilas de la fleur.

Ce règle explique l'existence des races de haricot à graine jaune qui ont des fleurs blanches à côté d'autres à fleur lilas ou violette, et aussi les races de haricot à graine blanche mais à fleur colorée, mentionnées par FRUWIRTH.

4°. Sous l'influence d'un facteur, que nous avons nommé G. la couleur lilas des fleurs se change en violet foncé.

Le haricot mangetout se distingue, selon nos expériences, du

haricot à cosses dures (à parchemin) par un seul facteur génétique. L'hybride de ces deux formes nous a donné une ségrégation mendélienne monohybride sans complication réellé.

*Huizen N. H. en Den Dolder, April/Mei 1922.*

# Ö. WINGE'S PAPER ON "THE INTERACTION BETWEEN TWO CLOSELY LINKED LETHALS IN DROSOPHILA AS THE CAUSE OF THE APPARENT CONSTANCY OF THE MUTANT "SPREAD""

## A NECESSARY RECTIFICATION

by OTTO L. MOHR

(Anatomisk Institut, Christiania University, Norway)

In Deel IV, Afl. 3 en 4 (Mei—Juli, 1922) of *Genetica* Dr. Ö. WINGE, Copenhagen, publishes a paper with the above title. The main results of his investigation are contained in the following summary (p. 337—338):

1. "By examination of the mutant „Spread” (wings) of *Drosophila melanogaster* it appeared that *Spread*, located in the IIIrd chromosome at 61, is not — as stated in the literature — recessive but dominant (to normal wings).
2. *Spread* acts lethally in double dose.
3. The wild type possesses a dominant indispensable factor *Vital* (*Vit*) that is closely linked to *spread*. Its allelomorph, *vit*, also has a lethal effect in double dose.
4. The formula of the spread mutant is  $\frac{Spr}{spr} \frac{Vit}{vit}$ ; thus it is double heterozygotic. It is only the strong linkage between *Spr* and *Vit* that causes that the Spread type seems to be constant.
5. The distance between *Spread* and *Vital* is scarcely 1.0.
6. The Spread mutant is an instance of a double heterozygote, which on account of two lethal factors (*Spr* and *Vit*) reminds of and has been construed as a constant homozygotic type."

These statements involve *inter alia* the following conclusions:

- a. The earlier *Drosophila* workers have made the mistake of

describing as an ordinary recessive (spread) a mutant which in reality is a clear cut dominant.

- b. They have entirely overlooked the fact that one of their stock cultures, supposedly homozygous for a recessive mutant, in reality contained in heterozygous condition the dominant just mentioned and in addition another lethal gene closely linked to this dominant.

This certainly must give the reader a very unfavourable impression of their methods and statements. So elementary mistakes would indeed be inexcusable, and as the one who provided Dr. WINGE with his cultures I therefore feel obliged to give the following necessary rectifications.

In 1921, when giving a lecture at a congress in Copenhagen I had brought with me three or four of the most common *Drosophila* mutants in order to demonstrate some striking mutant types. After my lecture Dr. WINGE asked me to let him have the cultures. This was of course willingly granted. Dr. WINGE asked for no special information as to the characteristics of the mutants handed over to him, and I consequently got the impression that he did not intend to use them for special investigations (cfr. his own remark, p. 321: "without it being my intention to examine problems regarding this organism which has already been so diligently investigated from many quarters"). If I had had the slightest idea of the fact that he was going to use the cultures for investigation I should only have been too glad to give him all necessary information and also to provide him with additional stocks indispensable for the work.

Among the cultures mentioned was also a bottle containing the combination which is used more extensively than any other in every day experimental work, viz., the so called Star Dichaete stock. Star is a dominant in the II, Dichaete a dominant in the III chromosome (at 38,5). Both are lethal when homozygous. The stock is therefore carried on by mating together in each generation Star Dichaete individuals. In the following generation Star and not-Star, Dichaete and not-Dichaete individuals are accordingly obtained, both in the ratio 2 : 1, since the homozygous Star flies as well as the homozygous Dichaete ones all die. The somatic and genetic peculiarities of the Dichaete mutation have on several occasions been described by different workers (see for instance the descrip-

tion and drawing given by STURTEVANT 1918<sup>1</sup>). Among other somatic characteristics of this mutant is also a very typical and constant wing alteration. The wings are held out from the body and are bent back near the base.

I had at the time, and have it still, a line of this stock in which another III chromosome lethal, closely linked to Dichaete, had arisen by independent mutation<sup>2</sup>). Since it was on the occasion mentioned my intention only to use the Dichaete flies for the purpose of demonstrating a striking mutant wing alteration, I had brought a culture belonging to this special line with me to Copenhagen. This stock has namely for the purpose mentioned the advantage that the large majority of the flies, and not only two thirds, are heterozygous Dichaete and accordingly show the wing alteration. This is the result of the action of the second lethal present, which kills off all the normal winged individuals except the few cross-over flies resulting from a crossing over between Dichaete and the additional lethal.

*This culture was the one Dr. WINGE obtained from me. Its double heterozygous constitution was very well known beforehand. Both in genetic and somatic respects the Dichaete mutant is very different from, and has nothing to do with the recessive mutant called spread, the only thing the two have in common being that they both belong to the large group of different mutants which among their somatic characteristics also have divergent wings.*

To my great astonishment Dr. WINGE now states in his paper that he received the original individuals on which his investigation is based "under the designation "spread" (wings)" (p. 323), *and through his whole work he believes to have investigated this III chromosome recessive, while as a matter of fact he has been working with the ordinar dominant mutant Dichaete from a stock in which the presence of another closely linked lethal was well known.*

The only way of explaining this regrettable misidentification is

<sup>1</sup>) A. H. STURTEVANT 1918. An analysis of the effect o. selection. Carnegie Publ. of Wash. No. 264.

<sup>2</sup>) I also later handed the stock over to Dr. BONNIER, Stockholm, who intended to locate the lethal mentioned.

the following: When I demonstrated the wing alteration of the *Dichaete* flies I may have called the mutant in Norwegian "spredte vinger" which means that the wings are held out from the body. But I certainly never told that the culture mentioned was homozygous, and it never occurred to me to designate the *Dichaete* flies as "spread" of the simple reason that I never worked with this recessive, nor even ever had it among the cultures which I have brought over to Norway. It is surprising that Dr. WINGE, who in his Fig. 1, p. 323, under the designation "typical spread" gives a correct picture of a *Dichaete* fly (bent wings, bristle alteration) is not aware of the fact that the peculiarities exhibited by this fly are markedly different from those described as typical for the spread mutant. At any rate, I can only regret that Dr. WINGE, when he "to his great astonishment" discovered the — from *his* point of view — entirely unexpected genetic behaviour of the stock he had received, did not send me a word about it. A post card would have solved the problem which now demanded the raising of 13.000 flies.

When this mistake is cleared up, the results of Dr. WINGE need no further comment. They are all directly deducible from the known constitution of the stock which he obtained. Dr. WINGE gives no literature references, and one who is not familiar with the *Drosophila* literature might get the impression that this is the first investigation of a case like the one discussed above. It seems therefore advisable to recall the fact that numerous analogous cases of "balanced lethals" have previously been more fully worked out in *Drosophila*, among others especially by Dr. H. J. MULLER, who as well known, has used them for his important explanation of *Oenothera* "mutants". In Dr. MORGAN's last book (p. 257—266) a full account of analogous cases is given (MULLER's Beaded case). Among them is also a case which is entirely identical with the one here discussed. viz., a case described by Dr. STURTEVANT involving just the mutant *Dichaete* in combination with another lethal closely linked to this ~~gene~~<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> T. H. MORGAN 1919. The physical basis of heredity. Lippincot Co. Philadelphia and London.

To Dr. MOHR's remarks to my mistake I want to declare the following.

I received from Dr. MOHR some few *Drosophila* cultures, all with the formula written on their label. On one of them was written in Danish-Norwegian language: "Spredte vinger", and MOHR added in my presence: "Dich (III), Star (II)", but nothing about the lethal factor "vit" that I found in the material. — I was convinced, of course, that "Spredte vinger" was identical with the mutant "spread wings" and I did not realize that MOHR intended to state, more generally only, that it was a type with divergent wings (namely "Dichaete"). — At the same time I received f. i. another stock with the following designation: "Sort legemsfarve" (translated = black body-colour) and "Korte vinger" (translated = short (vestigial) wings), and hereto Dr. MOHR added: "let, pr, vg, arc, sp". This type *had* the black-factor, though the factor-designation was only written in Danish-Norwegian language

When I later on used the material with divergent wings, I substantiated that Star was no more present, *nor was Dichaete it, after the description of Nachtsheim*: "Borsten verdoppelt. Dominanter Faktor" (Sammelreferat in Zeitschr. f. ind. Abst.-und Vererb. Lehre, Vol. 20, 1919, p. 131). This statement of NACHTSHEIM that the bristles are redoubled is due to a misunderstanding, what I did not know, when I wrote my paper. Furthermore N does not say anything about the wings. I was convinced therefore that only the factor spread rested. Hence the mistake!

Dr. MOHR's unlucky designation of the material, in connection with the lapse of Dr. NACHTSHEIM as to Dichaete, and the circumstance that I had taken upon me to send in, at short notice, an article to the Mendel number of "Genetica", give the explanation of a mistake that I regret highly myself.

In my paper, therefore, Spread everywhere must be replaced by Dichaete. — The analyse itself, the interaction of the two lethals, of course is correct enough. The new lethal, as I have called vit, is not found on the last map of factors from the MORGAN Laboratory.

Ö. WINGE.

Oct 26. 1922

## BOEKBESPREKING.

CHAMBERS R., 1921 Microdissection Studies III (Biological Bulletin XLI p. 318).

Eénige jonge biologen in N. Amerika hebben zich toegelegd op de constructie van toestellen, welke een operatie van de cel bij zeer sterke vergrooting onder het microscoop mogelijk maken. Deze micronaalden en micro-injectiespuiten worden gehanteerd volgens een min of meer overeenkomstig principe als Dr. S. SCHOUTEN hier te lande reeds vele jaren gebruikt ter isolatie van één enkele cel.

R. CHAMBERS publiceert thans enkele belangrijke vondsten met behulp van het door hem vervaardigde toestel verkregen. Het is hem b.v. gelukt de kern van eicellen aan te prikken of geheel uit de cel te verwijderen. Hierbij is gebleken, dat bij de zeester het onrijpe ei met zijn groote blaasvormige kern eerst tot bevruchting toegankelijk is, wanneer men door aanprikken van de kern het celplasma met den kerninhoud laat doordrenken. Dit is hetzelfde, wat bij de natuurlijke rijping gebeurt, wanneer de blaasvormige kern verdwijnt en tot de kleine kern der rijpe eicel wordt. Of een eifragment bevruchtbaar is, hangt dus af van de aanwezigheid van stoffen, welke uit de blaasvormige kern afkomstig zijn.

Ook gelukt het bij deze eieren, welke uit een resistente schors en een meer vloeibaar inwendig gedeelte bestaan, door aanprikken dat laatste naar buiten te doen treden. In aanraking met zee-water gekomen, rondt het zich dan dadelijk af, doch is alleen bevruchtbaar, wanneer een deel van de schors — hoe klein ook — mede aanwezig is.

Het is verder bekend, dat onbevruchte zeeapteleieren zeer snel te gronde gaan. Een kernloos fragment van een rijp ei leeft echter langer dan dat van een onrijp ei. Alleen de kern houdt in het



onrijpe ei de ontaarding tegen, terwijl na de rijping de uitstorting van het kernsap in dat opzicht elk deel van het rijpe ei gelijk maakt en onafhankelijk van de aanwezigheid van de kern.

Met deze methode van onderzoek is ook nog eens duidelijk aangetoond, dat in het levende ei de bevruchtingsmembraan gepraeformeed is en eerst bij de bevruchting worden opgelicht. Bij kunstmatige verwijdering der membraan met de micronaald geschiedt de bevruchting en segmentatie toch op normale wijze.

M. A. v. HERWERDEN.

CUNNINGHAM. J. T., 1921. Hormones and heredity. A discussion of the evolution of adaptations and the evolution of species (London, 1921. Constable and Co. 246 pp. 24 sh.—).

CUNNINGHAM is een van degenen, die reeds jaren lang trachten allerlei verschijnselen van biologischen aard, variabiliteit evengoed als erfelijkheid, te verklaren met behulp van hormonen. In 1900 nam hij het standpunt in, dat „alle selectie-theorieën in gebreke blijven ten aanzien van de verklaring der beperking van secundaire geslachtskenmerken, die toch erfelijk zijn, tot een bepaald geslacht en zelfs tot een korte levensperiode, terwijl de theorie van LAMARCK deze volkomen zou verklaren, indien aangenomen mag worden, dat de gevolgen van een prikkel, oorspronkelijk voortgebracht doordien lichaam en weefsels onder invloed stonden van functioneel werkzame geslachtsorganen, later alleen dan als erfelijk tot uiting zouden komen, wanneer het lichaam zich in dezelfde omstandigheden bevond.” En later meende hij dezen invloed te kunnen vastleggen in een materieel substraat, de producten van interne secretie of hormonen, door de geslachtsorganen afgescheiden. Deze zelfde opvatting wordt nu in uitgebreiden vorm door CUNNINGHAM in dit boek verdedigd.

Systematici hebben z. i. gelijk, wanneer ze onderscheid maken tusschen aanpassingskenmerken en taxonomische kenmerken. Specifieke kenmerken zijn gewoonlijk geen aanpassingen; van de overige die taxonomische waarde hebben, zijn er sommige als aanpassingsgevolg te beschouwen, sommige ook staan buiten alle verband

met de levensvoorwaarden. Aanpassingskenmerken zijn het gevolg van directe inwerking van prikkels van buitenaf; alle overigen zijn ontstaan door spontane blastogene variaties of mutaties. De eerste zijn óók erfelijk, en hun erfelijkheid wordt nu verklaard door hormonen: „Vroeger was geen proces bekend, waardoor modificaties, in het soma tevoorschijn geroepen door uitwendige omstandigheden, ook de determinanten in de gameten konden beïnvloeden zoodat deze modificaties overgeërfd konden worden. Wat we nu weten omtrent natuur en werking van hormonen toont ons dat zulk een proces werkelijk bestaat en in onze moderne opvattingen nemen stoffen van speciale chemische samenstelling de plaats in van de denkbeeldige gemmulae uit DARWIN's pangenesis theorie of van de „constitutional units” van SPENCER”.

Secundaire geslachtskenmerken zijn dan in hoofdzaak als aanpassingskenmerken te beschouwen en als zoodanig gevolgen van door de gonaden afgescheiden hormonen; in andere gevallen, zooals bij insecten en vogels, zouden ze door gametogene verandering ontstaan zijn.

Het boek van CUNNINGHAM zelf is een typisch voorbeeld van aanpassing van oude, overgeleverde theoretische beschouwingen aan in modernen tijd ontdekte feiten; wat vroeger als eenigszins mystisch en onverklaard mocht beschouwd worden, zou thans met behulp van hormonen verklaard kunnen worden. En als zoodanig is het ongetwijfeld een kennismaking waard.

Maar indien we aan zijn beschouwingen den maatstaf van exact geconstateerde feiten gaan aanleggen, dan blijkt zijn bewijskracht toch vrij gering; de meeste argumentatie is van dezen aard: „Maar de zekerheid, dat onze variëteiten van duiven afstammen van *C. livia* en onze kippenrassen van *G. bankiva* is te sterk om ontkend te worden op grond van gebrek aan overeenstemming met theoretische opvattingen”. (p. 45). Dat inderdaad *C. livia* de eenige stamvorm van de duivenrassen en *G. bankiva* de eenige voorouder van de kippen zou zijn, meende weliswaar DARWIN, maar is voor ons toch lang niet zoo zeker meer, zelfs in hooge mate onwaarschijnlijk.

SIRKS.

HAECKER. V., 1921. Allgemeine Vererbungslehre. Dritte Auflage. (Braunschweig. F. Vieweg Sohn, 1921. 444 pp. 149 fig. Prijs f 8.40).

De „dritter im Bunde”, het leerboek van HAECKER, dat in 1911 tegelijk met die van BAUR en GOLDSCHMIDT verscheen, heeft nu ook een derden druk bereikt en daarmee zijn bestaansrecht bewezen. De hoofdpzets van het boek is uit den aard der zaak dezelfde gebleven; door contractie is hier en daar echter wat ruimte gewonnen, die aan andere stukken ten goede gekomen is. De voornaamste verandering is de toevoeging van een gedeelte: Rassen- und vererbungsgeschichtliche Aufgaben der Entwicklungsgeschichte, waarin HAECKER een goed overzicht geeft van de phaenogenetische onderzoeksrichting en voorts de erfelijkheid bij den mensch bespreekt; en bovendien zijn belangrijke wijzingen aangebracht in de hoofdstukken over erfelijkheid van verworven eigenschappen, over de experimenteele onderzoekingen, over het probleem der geslachtsbepaling. Daardoor is zeker meer evenwicht bereikt, dan de vorige drukken toonden, en vooral goed lijkt het me, dat in dezen druk de cytologie minder op den voorgrond treedt, dan ze het vroeger deed. Onverwacht lijkt het, dat HAECKER, die zelf meer cytoloog dan experimenteel-geneticus is, tamelijk sceptisch staat tegenover de thans in zwang zijnde chromosomen-hypothesen, maar dit komt de objectiviteit van zijn behandeling daarvan ten goede. Volkomen juist is zijn opvatting, dat deze hypothesen *op het oogenblik* in hooge mate overschat worden, maar dat het betreffende gebied een van de rijkste aan vooruitzichten is.

We mogen HAECKER wel gelukwenschen met de verschijning van dezen derden druk en hem toewenschen, dat er nog meer mogen volgen.

SIRKS.

HARTMANN, M. 1921. Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des Formwechsels der *Phytomonadinen* (*Volvocales*). III. Mitt. Die dauernd agame Zucht von *Eudorina elegans* u. s. w. (Arch. f. Protistenkunde. Bd. 43, p. 223.)

R. ERDMANN heeft indertijd *Amoeba diploidea* door voortdurende overenting op verschen bodem vóór de copulatie, gedurende geruimen tijd agaam voortgekweekt. Na verloop van één jaar was het vermogen tot copulatie volkomen verloren. M. HARTMANN, de bekende protozoen-onderzoeker, deelt thans mede, dat hij sedert 1915 de celkolonie *Eudorina* zonder sexueele fasen in cultuur heeft, waarbij microscopisch zorgvuldig is waargenomen, dat er geen andere regulatie in de kern (zooals b.v. bij de endomixis van *Paramecium* voorkomt) aanwezig is.

Aan deze waarneming knoopt HARTMANN beschouwingen vast omtrent het oude vraagstuk der onsterfelijkheid der Protozoa en verdedigt te recht het standpunt, dat ook bij deze en vele andere ééncelligen, welker deeling met verlies en nieuwe vorming van allerlei celdeelen gepaard gaat, van een behoud der individualiteit geen sprake kan zijn. Wel zeker mag men hier dus spreken van een *individueelen dood*.

Een hiermede samenhangende vraag, of deeling tot verjonging leidt, een vraag, die reeds onderwerp was van veel hypothesen en proeven, is eveneens door HARTMANN getoetst. E. M. CHILD had indertijd op grond van eigen proeven de meening uitgesproken, dat het wezen van het oud-worden eener cel berust op een remming der stofwisseling in die cel; isolatie of verkleining van het systeem zou herstel en hiermede verjonging geven. In verband met deze, ook door anderen verdedigde meening en mede in aansluiting aan RICHARD HERTWIG's bekende opvatting omtrent een evenwichtstoornis tusschen kern en celplasma, welke slechts door deeling kan worden hersteld, — heeft HARTMANN zich afgevraagd, of deze verjonging ten gevolge der voortplanting (waaraan men moeilijk meer kan twifelen) wellicht door een andere regulatie te vervangen zou zijn.

Thans is HARTMANN er in geslaagd bij de wormen *Stenostomum leucops* en *unicolor* en bij het infusorium *Stentor coeruleus* door amputatie vóór den normalen deelingsijd (en daarop volgende

regeneratie), gedurende geruimen tijd het systeem in evenwicht te houden. Bij *Stenostomum* had in dien tijd 20 maal regeneratie van het achtereinde plaats gehad, terwijl in de controle-cultuur onder-tusschen 30 nieuwe wormen waren ontstaan; bij *Stentor* 25 keer regeneratie met 34 generaties in de controle-cultuur. De voortplanting was hier dus uitgeschakeld en de verjongende werking op een andere wijze tot stand gebracht. Over deze laatste proeven zal HARTMANN later uitvoeriger berichten.

M. A. VAN HERWERDEN.

JENSEN P., 1921. Reiz, Bedingung und Ursache in der Biologie (Schaxels Abh. z. theoret. Biologie. Heft 11. Berlin, Gebr. Borntraeger, 1921)

Scherpe begripsomschrijving is zeker wel een van de noodzakelijke voorwaarden voor een exakt beoefenen eener wetenschap en het moet ongetwijfeld den schrijver dezer brochure toegegeven worden, dat er omtrent de drie door hem behandelde begrippen wel heel veel verwarring en gebrek aan overeenstemming heerscht. Hij begint met een overzicht van de in de physiologische handboeken enz. gegeven omschrijvingen van het prikkelbegrip; gaat dan na, welke beteekenis in de mechanica, in de physische chemie en in de biologie aan „Bedingung” gehecht wordt en wat de meest gewenschte omschrijving in de biologie is, bespreekt dan verschillende groepen van voorwaarden: Lebensbedingungen, Existenzbedingungen, Erhaltungsbedingungen, Ruhebedingungen, Erregungsbedingungen, enz., behandelt de vraag naar de gelijkwaardigheid der Bedingungen. Dan volgt een uiteenzetting van het begrip „oorzaak” en „causaliteit” en een beslissing inzake de keus van een juiste definitie van „prikkel” (Reize sind alle zu den Ruhebedingungen eines lebendigen Systems hinzukommenden Komplementärbedingungen für das Auftreten von „Reizerscheinungen” also von „merklichen plasmatischen Stoffwechseländerungen”). En tenslotte wordt een onderscheid gemaakt tusschen „typische” en „atypische Reizerscheinungen”, ook tusschen typische en atypische prikkels, direkte en indirekte, primaire, secundaire en tertiaire

prikkelwerkingen, tusschen inwendige en uitwendige, specifieke of adaequate en algemeene of inadaequate, natuurlijke en kunstmatige prikkels.

De prikkelphysioloog in het bijzonder, maar ook de bioloog in het algemeen, zal ongetwijfeld de poging van JENSEN kunnen waardeeren om tot begripsverheldering in deze zeer moeilijke gedeelten der biologische terminologie te komen. Men moge geneigd zijn, den inhoud wat zwaarwichtig te vinden, het belang van een scherpe begripsomschrijving wettigt ontegenzeggelijk een dergelijke diepgaande behandeling.

SIRKS.

JOLLOS V. 1921. Experimentelle Protistenstudien. I. Untersuchungen über Variabilität und Vererbung bei Infusorien. (Arch. f. Protistenkunde Bd. 43, bldz. 1—222. Ook afzonderlijk. Jena, G. FISCHER).

JOLLOS is reeds met zijn kweekproeven van *Paramecium* begonnen toen JENNINGS zijn eerste publicaties over het selectie-vraagstuk bij ééncelligen gaf en in overeenstemming met JOHANNSEN vond, dat — wanneer eenmaal de populatie in zuivere lijnen (klonen) was opgelost — selectie zonder enig resultaat bleek te zijn. Bij afstammelingen van één enkele *Paramecium* kon dus geen selectie meer wijziging in de variabiliteitskromme brengen.

JOLLOS publiceerde aanvankelijk zijn proeven om tegen de ontkenning der mogelijkheid van selectie op te komen en wijst thans op het eigenaardig verschijnsel, dat jaren lang voortgezet onderzoek hem tot een aanhanger van JOHANNSEN'S en van JENNINGS' aanvankelijke opvatting heeft gemaakt, terwijl juist thans uit het laboratorium van JENNINGS zelf publicaties komen, dié hiermede in strijd schijnen te zijn. JOLLOS heeft bij zijn onderzoek geen metingen verricht zooals JENNINGS, doch de weerstand tegenover vergiften en temperatuursverhoogingen, verder het verminderd deelingstempo onder invloed van calciumzouten voor zijn selectie-proeven gebruikt. Hierbij is gebleken, dat er veranderingen bij *Paramecium* ontstaan, die tijden lang kunnen voortduren in den loop der generaties, doch nochtans als „Dauermodificationen" en niet als

in het idioplasma vastgelegde wijzigingen mogen worden beschouwd. Onder deze door uitwendige omstandigheden verkregen veranderingen zijn er, die eerst plotseling verdwijnen na conjugatie of endomixis (bij welke laatste, zooals men weet, een oplossing van den macronucleus voorkomt als bij de conjugatie, doch geen uitwisseling van micronuclei, zooals bij deze). Tijdens de vegetatieve voorplanting daarentegen kunnen ze maanden lang blijven voortbestaan. Dat ziet men b.v. bij het gewennen aan temperatuursverhooging, hetgeen het vermoeden wekt, dat hierbij veranderingen in den *macronucleus* zijn ontstaan, welke vegetatieve kern zoowel bij conjugatie als bij de endomixis geheel uit den *micronucleus* moet worden opgebouwd. Zoolang deze macronucleus niet is vernieuwd, blijft de verkregen weerstand tegen temperatuursverhooging bestaan.

Andere wijzigingen in het lichaam schijnen bepaald aan het celplasma en niet aan den macronucleus gebonden te zijn; zoo b.v. de verlangzaamde deeling onder invloed van calciumzouten, welke nawerkt ook nog nadat conjugatie of endomixis heeft plaats gehad. Doch ook deze verkregen eigenschap gaat ten slotte verdwijnen. Weer anders is het gesteld met den verkregen weerstand tegen arsenicum of tegen serum met antistoffen (opgewekt door inspuiting van gedoode *Paramaecia* bij het konijn). Deze weerstand blijft bestaan tijdens een reeks van vegetatieve deelingen, doch verdwijnt onmiddellijk na conjugatie, niet na endomixis. Daar de conjugatie zich alleen door de uitwisseling van micronuclei van de endomixis onderscheidt, wordt hier door JOLLOS aan een mogelijk verband van dit tijdelijk verkregen vermogen met een functie van den micronucleus gedacht.

Naast al deze modificaties, — die hoelang ze mogen duren — toch ten slotte verdwijnen en dus niet op een *genotypische* wijziging berusten — komt, hoewel vrij zeldzaam in het laboratorium ook een *mutatie* bij *Paramaecium* voor, welke in een bepaalde gevoelige periode, samenvallend met het einde der conjugatie kan worden opgewekt. Voegt men hieraan toe, dat JOLLOS ook indicaties vindt van een nieuwvorming door combinatie van genen bij het uitwisselen der micronuclei, dan ziet men, dat er over het algemeen groote overeenkomst bestaat met de overerving bij metazoa — met dit onderscheid, dat veranderingen, welke niet in

het idioplasma zijn neergelegd, toch bij deze ééncelligen wegens hun wijze van vegetatieve voortplanting, zeer lang kunnen nwerken.

JOLLOS meent, dat JENNINGS en zijn leerlingen op een verkeerd spoor zijn geraakt, toen zij de genetisch nog weinig ontlede amoeben voor een selectie-onderzoek zijn gaan gebruiken en gelooft, dat vele hunner door selectie verkregen wijzigingen op den duur toch zouden blijken niet op een werkelijk genotypische verandering te berusten, doch op een modificatie, die den verschijningsvorm langen tijd blijft aankleven.

M. A. VAN HERWERDEN.

LEHMANN, E., 1922. Die Theorien der Oenotheraforschung. Grundlagen zur experimentellen Vererbungs- und Entwicklungslehre (Jena, Gustav Fischer, 1922. 526 pp. 207 afb.).

In de laatste jaren werd het hoe langer hoe duidelijker, dat het *Oenothera*-onderzoek voor den niet speciaal daarin werkenden geneticus onoverzienbaar dreigde te worden; met het onderzoek werd een bijna geheel nieuwe en steeds meer ingewikkelde terminologie samengeweven en daaruit begon een verwijdering voort te komen tusschen de *Oenothera*-problemen en de overige vraagstukken der erfelijkheidsleer. De behoefte aan een goed gedocumenteerd overzicht van al wat met *Oenothera*-soorten gedaan is en al wat er met dit werk bereikt is, werd meer dan eens gevoeld en uitgesproken; de reusachtige taak, om al dit werk overzichtelijk samen te vatten, scheen niemand aan te durven. Maar thans blijkt, dat er toch iemand is, die den moed gehad heeft, zich deze ondankebaar schijnende en toch zoo dankbare moeite te getroosten: LEHMANN's bovengenoemd boek legt een onmiskenbaar getuigenis af en van de geweldige veelomvattendheid van zijn onderwerp en van de toewijding en het geduld, dat hij daaraan heeft ten koste gelegd. Een litteratuuropgaaf van 374 nummers bewijst het eerste; de talrijke citaten, met groote zorgvuldigheid weergegeven, het laatste.

Het *Oenothera*-onderzoek heeft zijn wortels in verschillende richtingen uitgebreid: in systematisch-morphologische richting, in die van theoretische evolutie-beschouwingen en in die van studie



der genotypische structuren. De eerste wijze van onderzoek was de oudste: principieel belangrijke kwesties als de herkomst en de eventuele bastaardnatuur van *Oenothera Lamarckiana*, de vraag aangaande de identiteit der europeesche en der amerikaansche *O. biennis*, de polymorphie der verschillende soorten van *Oenothera*, de kwestie of misschien ook andere *Oenothera*-soorten dan *O. Lamarckiana* alleen, voor een qualificatie als „bastaard” in aanmerking komen, deze en dergelijke punten van studie werden ook op systematisch-morphologischen grond onderzocht: de gegevens daarover behandelt LEHMANN uitvoerig.

Dan volgt een andere periode, al is de eerstgenoemde nog thans niet geheel afgesloten: de hypothetische basis der intracellulaire pangeneses is een voorbereiding geweest voor ander werk. De nieuwe periode is dus die van een overgang naar het onderzoek der genotypische structuren; ze begint met DARWINS pangenesishypothese, vervolgt met de belangrijke wijzigingen door DE VRIES als intracellulaire pangeneses gegeven, en brengt dan verder hierop voortbouwend verschillende nieuwe hypothesen en nieuwe begrippen voort: activiteit en labiliteit, inactiviteit en ontbreken van pangenen; het bestaan van isogone, erbgleiche, bisexuele kruisingen naast anisogone, erbungleiche, unisexuele, avunculaire en collaterale kruisingen. Dit gedeelte van LEHMANN's boek is ongetwijfeld het minst sterke; wel heeft hij door schema's getracht deze begrippen duidelijk te maken, maar voor dengene, die gewend is aan de scherper omschreven terminologie van moderne genetische onderzoekingen, zullen zeker hier de meeste moeilijkheden liggen. Het schema fig. 7 (p. 77), dat het karakteristieke van erbungleiche, anisogone kruising, moet doen zien, is niet goed begrijpelijk. Hij geeft deze definities onder aan deze bladzijde: „Bei den isogonen bzw. erbungleichen (lees: erbgleichen) Kreuzungen oder den Mendelbastardierungen treten zwei Arten in die Kreuzung, welche beide wohl die gleichen antagonistischen Anlagen besitzen, aber die eine im aktiven, die andere im inaktiven Zustande” en „Bei den anisogonen bzw. erbungleichen Kreuzungen oder den falschen Bastarden treten aber zwei Arten in die Kreuzung, von denen die eine ein bestimmtes Pangen besitzt, während der anderen das antagonistische Pangen fehlt”, en die definities zullen menig modern geneticus vreemd doen opkijken. Zijn de laatste

geen mendelende bastaarden, en is dat het kenmerkende voor anisogone kruisingen? En de presence-absence hypothese dan? We moeten hierbij echter wel in het oog houden, dat tusschen toen (1889, den tijd van de intracellulaire pangeneses) en nu een heel lange en een heel revolutionaire periode van wetenschappelijk onderzoek ligt en dat dus hier ernstige moeilijkheden liggen op den weg van hem, die trachten wil, begrippen van toenmalige hypothesen te kleeden in het kleed van thans heerschende opvattingen. Dat dan ook de beide schema's op p. 78, die op pangenetischen grondslag het typische van erbgleiche en van erbungleiche kruisingen willen duidelijk maken, m. i. niet geslaagd zijn, is te wijten aan de disharmonie tusschen wat dertig jaar geleden gold en wat nu geldt. Toch bevat ook dit gedeelte veel, wat voor een goed begrip van de ontwikkeling van het *Oenothera*-onderzoek noodig is. (Tusschen haakjes zij vermeld, dat op p. 100 fig. 28 rechts de woorden rubens en albicans omgewisseld zijn).

Dan komt als hoofddeelte een uitvoerig overzicht over Die strukturelle Untersuchung en LEHMANN vat het structureele hier zoowel in anatomisch-embryologischen als in genotypischen zin op. Alles wat op cytologie en embryologie van *Oenothera* betrekking heeft, is hier samengevat, maar ook de theoretische opvattingen die op structureelen bodem gebouwd zijn, het onderzoek naar de genotypische constitutie der verschillende *Oenothera*'s uit de sectie *Onagra*, de daartusschen gemaakte kruisingen, de mutanten en ten slotte een hoofdstuk „Der Mutationsvorgang.” In dit laatste stuk komt vanzelf de pangenetische beschouwingswijze weer om den hoek kijken, en het is ook daarom, dat ik dit laatste gedeelte liever anders, meer kritisch-modern gezien had. Dat is echter een kwestie van ondergeschikten aard.

Ik geloof niet, dat er één geneticus zal zijn, die LEHMANN niet van ganscher harte dankbaar is voor zijn zelfopoffering om zijn werkkraft aan dit werk te geven. En zeker zal DE VRIES, van wien een buitengewoon mooi nieuw portret tegenover den titel is opgenomen, toen hij voor het eerst *Oenothera Lamarchiana* in 's Graveland vond, niet voorzien hebben, dat dit een dergelijk resultaat tengevolge zou hebben.

M. J. SIRKS.

LINSBAUER. K., 1921. Handbuch der Pflanzenanatomie, unter Mitwirkung zahlreicher Fachmänner herausgegeben von K. L. (Berlin, Gebr. Borntraeger, 1921).

De geneticus, wien het om meer en dieper begrip van de erfelijkheidsverschijnselen te doen is dan het woord „gen” en die zich slechts noodgedwongen neerlegt bij het constateeren van „factoren” als oorzaken van lichaamskenmerken, zal iedere poging om hem daarin te helpen, moeten waardeeren. Het verband tusschen de genetica en de overige takken van biologische wetenschap wordt met den dag sterker en in het bijzonder is dit het geval met de morphologische richtingen, meer nog dan met de physiologische. Eenerzijds zijn structuren gevolg van erfelijken aanleg; anderzijds ligt juist naar ons tegenwoordig standpunt die erfelijke aanleg in bepaalde structuren. De verschijnselen der anatomie zijn dus voor ieder, die genetica beoefenen wil, van zeer groote beteekenis, en omdat hijzelf die anatomie nooit tenvolle overzien of beheerschen kan, is ieder hulpmiddel, hem door anatomen geboden, welkom. Dit is dan ook in hooge mate het geval met de nieuwe publicatie, die door de energieke uitgeverfirma BORNTRAEGER wordt verzorgd, en die onder de bekwame leiding van LINSBAUER zal worden opgebouwd door een groot aantal medewerkers. Het bovengenoemde handboek zal bestaan uit twee afdelingen: een algemeene en een speciale. De eerste zal alles omvatten, wat tot de cytologie (cel met al zijn bestanddeelen), de histologie en de experimenteele anatomie behoort; de tweede behandelt de verschillende hoofdstukken der anatomie. Voorzoover iedere plantengroep deze aanwijst. De eerste afdeling is dus ongetwijfeld die, waarvoor de geneticus de meeste belangstelling heeft en waar de betrekkingen, wegens de algemeenheid der problemen, het nauwste zijn. Tot nu toe verschenen daarvan 4 afleveringen: één bevattend een gedeelte van Zelle und Cytoplasma, van de hand van H. LUNDEGARDH en drie andere, die het eerste gedeelte van een Allgemeine Pflanzenkaryologie bevatten, welke door G. TISCHLER is bewerkt. Op deze gedeelten hoop ik, nadat ze volledig verschenen zullen zijn, terug te komen, maar ik wil reeds thans de aandacht vestigen op het buitengewoon belangrijke werk, dat door de samenwerking van weten-

schappelijk vooraanstaande mannen en een energieke uitgever-firma ondernomen wordt Van harte hopen we, dat allen, die daaraan meewerken, daarvan voldoening mogen hebben, en dat het werk binnen afzienbaren tijd voltooid, een bewijs zal zijn voor de geestkracht van een volk, die door vele anderen benijd mag worden.

SIRKS.

MULLER, H. J. 1921. Variation due to Changes in the individual Gene. (The American Naturalist. LVI p. 32—50).

In een lezing op de vergadering der American Society of Naturalists te Toronto heeft MULLER, de medewerker van MORGAN, een min of meer philosophische beschouwing over de mutabiliteit der genen gehouden. Een vage speculatie is dit echter niet; daarvoor staat MULLER te zeer midden in de actueele vraagstukken van het experimenteel onderzoek bij *Drosophila*.

Genen moeten zich vermenigvuldigen; maar hoe kan men zich voorstellen — aldus MULLER — dat bij mutatie een gen gelijktijdig zijn catalytisch vermogen op overeenkomstige wijze verandert, zoodat er nieuw materiaal van dezelfde samenstelling kan gevormd worden als dit gemuteerde gen? Dit is een der meest fundamentele vraagstukken der erfelijkheidsleer. En daarbij moet men bedenken, dat bij wijziging van zulk een gen, het overeenkomstige gen in het homologe chromosoom meestal onveranderd blijft. Dit laatste pleit wel voor een zeer locale moleculaire wijziging op ultramicroscopische schaal en maakt het begrijpelijk hoe vergeefs de meeste pogingen waren om hier door uitwendige invloeden veel te bereiken. Toch zijn er in de litteratuur indicaties, dat mutabiliteit te beïnvloeden is, al moet men volgens MULLER twijfelen aan de juistheid van resultaten met vergiften of Röntgenstralen verkregen, daar niet altijd met onberispelijk zuiver materiaal is gewerkt.

Elk gen, dat muteert, neigt om dit in een bepaalde richting te doen. Behoeft er niet altijd verlies van een gen plaats te hebben, toch is het uiterlijk effect vaak van regressieven aard. De meeste eigenschappen vereischen namelijk voor haar ontplooiing een goed in elkaar passend ontwikkelingsverloop; elke verandering in een gen

kan een kink in de kabel brengen en daardoor het effect verzwakken. Maar het feit, dat er omkeerbare mutaties bij *Drosophila*, bij Mais en ook bij *Portulaca* zijn waargenomen, bewijst wel, dat er niet alleen verlies van materiaal is te boeken.

MULLER ziet nieuwe gezichtspunten in verband met het vraagstuk der immuniteit en wijst op de analogie tusschen immuniteitsreacties en verschijnselen der erfelijkheid. Ook haalt hij de ontdekking van d'HÉRELLE binnen het gebied der genetica. Men weet, dat d'HÉRELLE een filtreerbare stof uit den darm van dysenterielijders verkreeg, welke niet alleen oploosend werkt op de dysenteriebacil, maar tevens een stof bleek te zijn, die tot zelfvermeerdering in staat is, autocatalytisch werkt op de wijze van het gen en bovendien in aanraking met andere bacteriën duurzaam van karakter verandert, naar analogie van de genen-mutabiliteit. Als men hier met een stof te doen heeft, die filtreerbaar is, — waarom zouden wij dan niet ten slotte nog eens in staat zijn — aldus MULLER — genen in een mortier te wrijven? Doch hier legt hij tevens zelf beperking op aan zijn gedachtenvlucht, die men van een nauwkeurig, scherpzinnig onderzoeker als H. J. MULLER gaarne verdraagt — en keert tot de moeilijkheid der dagelijksche vragen terug.

M. A. VAN HERWERDEN.

NILSSON-EHLE. H. 1921. Fortgesetzte Untersuchungen über Fatuoidmutationen beim Hafer. (Hereditas II, 3 p. 401—409.)

Schr. verdedigt de eenigszins op *Avena fatua* gelijkende mutanten bij haver tegen de beschuldiging van ZADE, dat het splitsingsproducten zouden zijn van spontane kruisingen met de wilde soort. Die splitsing is, volgens SURFACES onderzoek zeer ingewikkeld, terwijl de heterozygote fatuoidmutant monohybrid splitst en in verschillende zuivere lijnen optreedt met behoud van alle eigenschappen van pluim, kleur der kafjes, enz. van het gemuteerde ras. Misschien berust het kenmerk op meerdere gekoppelde factoren, zooals bij een dergelijke mutant van de tarwe, maar een voorbeeld van splitsing heeft Schr. nog niet kunnen vinden.

Ook de verliesmutanten verklaring van HERIBERT NILSSON, door verbreking van de koppeling tusschen twee gelijke factoren A en

B. in een schijnbaar — homozygote.  $Ab \times aB$ . plant meent Schr. te moeten verwerpen op grond van het feit, dat een dergelijke plant steeds evenveel homozygoten als nieuwe  $Ab \times aB$  planten zal geven, zoodat bij een inteelt, als Schr. bij zijn zuivere lijnen jarenlang heeft toegepast, vóór ze muteerden, de kans op heterozygoten en daarmee op verbreking van de koppeling, ieder jaar twee maal zoo klein wordt.

H. UITTEN.

NORDENSKIÖLD, E., 1920—1921. *Biologins historia. En överblick. I en II.* (Stockholm, Björck och Börjesson. I. 1920. 163 pp., II 1921. 253 pp.).

Hoewel dit boek niet direct op genetisch gebied ligt, wil ik er toch gaarne hier kort de aandacht op vestigen, omdat het voor dengene, die Zweedsch verstaat, een goed leesbaar, vlot geschreven boek is, waarin de ontwikkeling van de biologische wetenschap kort geschetst wordt. Het eerste deel behandelt de klassieke periode, waarin vooral de grieksche wetenschap haar rol speelde, de middeleeuwen met haar groote inzinking en de herleving door de nieuw opkomende levensbeschouwingen in de beschrijvende takken, de zoograften en anatomen en in de ontdekking van den bloedsomloop, waarbij aan HARVEYS voorgangers ook voldoende aandacht geschonken wordt. In het tweede, dat de 17e en 18e eeuwse biologie behandelt, komen dan aan de orde het doorbreken van de moderne natuur-beschouwingwijzen, de mechanische natuursystemen, de rol die de mystiek-natuurwetenschappelijke speculatie gespeeld heeft, de biologische onderzoekingen in de 17e eeuw, vooral HARVEYS navolgers, de microscopie en microtechniek en in verband daarmee de pogingen tot een mechanische verklaring van levensverschijnselen en de strijd daarover ook in de 18e eeuw; daarna volgen hoofdstukken over de systematiek voor en door LINNAEUS en zijn leerlingen, dan BUFFON, de experimenteele en de speculatieve biologie naast de beschrijvende anatomie sedert 1700, het opkomen van de moderne chemie en de invloed daarvan op de biologie, en ten slotte de periode van de natuurphilosophie in het begin van de negentiende eeuw onder KANT en zijn leer-

lingen en GOETHE en de verdere uitbouw daarvan in Duitschland en Scandinavië, in Engeland en Frankrijk. Het derde deel, dat nog verschijnen moet, zal hieraan aansluiten en de geheele negentiende eeuw bevatten. Zoo wordt dit werk een uitnemende inleiding in de historische studie onzer wetenschap.

SIRKS.

OSTENFELD, C. H. 1921, Some experiments on the origin of new forms in the genus *Hieracium*, subgenus *Archieracium*. (Journal of Genetics XI. 2 pg. 117—122.)

In het subgenus *Archieracium* is kruising alleen bij *H. umbellatum* door MENDEL gelukt; de overige soorten schijnen zich uitsluitend apogaam te kunnen voortplanten.

Bij uitgebreide cultures van een aantal soorten, waarin de planten door afsnijding van de bloemkronen alleen apogaam zaad geven konden, zag Schr. bij *H. rigidum* onder honderden planten twee verschillende afwijkingen optreden, die door hun apogamie in de volgende generaties gelijk bleven.

Waarschijnlijk zijn ook in de natuur de tallooze microspecies van *Archieracium* op deze manier als „apogame mutanten” ontstaan.

Bij het subgenus *Pilosella* vinden we soorten, die half sexueel, half apogaam zijn en apogame, constante bastaarden kunnen geven. Die soorten zijn, te oordeelen naar de  $F_1$ , waarschijnlijk zelf reeds bastaarden. Vinden we nu bij de bastaarden van deze soorten door cultures op groote schaal eveneens „apogame mutanten,” (zooals inderdaad bij *H. aurantiacum* schijnt voor te komen,) dan bestaat er geen principieel verschilkenmerk tusschen de soortsvormingen van de twee ondergeslachten meer.

„In both subgenera the real cause of the appearance of the many forms is the hybridization, while apogamy is the reason that they keep constant.”

Dat men daarom echter de „apogame mutanten” als „after-effects of earlier hybridization” moet beschouwen, meent Ref. te mogen betwijfelen.

H. UITTEN.

SCHAXEL. J., 1921. Untersuchungen über die Formbildung der Tiere. Erster Teil: Auffassungen und Erscheinungen der Regeneration (Arbeiten a. d. Gebiete d. exper. Biologie. Heft 1. Berlin, Gebr Borntraeger, 1921).

Naast de reeks van Abhandlungen zur theoretischen Biologie, welke bij dezelfde uitgevers het licht zien, en waarvan SCHAXEL eveneens de leidende geest is, heeft hij nu een serie „Arbeiten” geplaatst, met als eerste aflevering een inleiding tot regeneratie-onderzoekingen. De Abhandlungen hebben de bedoeling, meer beschouwende verhandelingen van bepaalde problemen te bevatten; de Arbeiten willen feitenmateriaal brengen, dat door stelselmatige waarneming en experiment verkregen is en dat zal moeten bijdragen tot herstel van de samenhang in de algemeene biologie, die de laatste jaren door te groote specialisatie dreigde uiteen te vallen. Morphologie, physiologie, oekologie en pathologie van menschen, dieren en planten zullen alle hun bijdragen kunnen leveren tot bereiking van dit doel.

In deze eerste aflevering tracht SCHAXEL het vraagstuk der regeneratie geheel onbevooroordeeld te benaderen; na een korte bespreking van de drie verschillende opvattingen inzake regeneratieverschijnselen: de mechanistische, de historische en de vitalistische, geeft hij een overzicht van de gebrekkige resultaten, die nieuwe vormingen hebben kunnen. Regeneratie kan volkomen ontbreken, of ze kan slechts de vorming van lidteekens veroorzaken, of ook berusten op adventieve vervanging door reeds voor de verwonding aanwezige groeiaanlegsels, of ook atypisch verlopen (subregeneratie, superregeneratie, heteromorphose, homoiosis).

En als nieuwe onderzoekingen beschrijft hij een reeks van proeven inzake gedeeltelijke of geheele verwijdering van eenvoudige of samengestelde organen, over herhaalde verwijdering van zulke deelen, over verhindering of beperking van de vorming der regeneraten en de details van het regeneratieproces. Deze onderzoekingen hebben hem geleid tot voorloopige gevolgtrekkingen en tot het erkennen van nieuwe proeven. Daarop zullen we later, na het verschijnen van het tweede gedeelte, terugkomen.

SIRKS.



SIEMENS H. W., 1921. Einführung in die allgemeine Konstitutions- und Vererbungspathologie (Berlin, J. SPRINGER, 1921. 229 pp. 80 fig.).

De betrekkingen tusschen geneeskunde en erfelijkheidsleer worden langzamerhand beter; van medische zijde wordt steeds meer de beteekenis van de moderne genetica erkend. Daarvan is het hierboven genoemde boek een uiting; SIEMENS, een der bekendste Duitsche medici, die zich met erfelijkheidsonderzoek bezighouden, heeft ons daarin een dankbare inleiding gegeven tot een studie van erfelijkheidsverschijnselen bij den mensch. Het boek bestaat uit twee deelen, een theoretisch en een practisch, en beide zijn zoowel voor den medicus als voor den geneticus de moeite waard. Het eerste geeft een overzicht van de constitutioneel pathologische begrippen en termen, van de experimenteele, de cytologische en de theoretische grondslagen der erfelijkheidsleer en een korte bespreking van haar begrippen; het practische gedeelte bevat de methodiek, welke in de erfelijkheidsstudie aangaande den mensch moet worden toegepast, de beoordeeling van het op die wijze verzamelde materiaal, de aetiologie en de therapie van erfelijke ziekten, terwijl een aanhangsel een lijst bevat van de als erfelijk erkende pathologische verschijnselen bij den mensch, van de erfelijkheidstheoretische terminologie en van de erfelijkheids-pathologische litteratuur.

Bijzonder aantrekkelijk lijkt me het werk daarom vooral, omdat SIEMENS zich op een volkomen modern standpunt plaatst, van „erfelijkheid van verworven eigenschappen” niet spreken wil en daardoor een voor onzen tijd zeer goed werk verricht heeft.

SIRKS.

WESZECSKY, O. und F. VERZAR 1921 Rassenbiologische Untersuchungen mittels Isohämagglutininen. (Biochemische Zeitschrift XXVI S. 33—39.)

Naar het vermogen van het serum roode bloedlichaampjes te agglutineeren kan men de menschen in vier groepen indeelen. De bloedlichaampjes van groep I worden door het serum van alle

andere groepen geagglutineerd, die van groep II door serum van groep III, die van groep III door serum van groep II, terwijl die van de vierde groep door geen enkel serum van den mensch worden aangetast. Terwijl in Weenen en Heidelberg vrijwel overeenstemmende cijfers werden verkregen, wat deze groepverdeling betreft, vond O. WESZECSKY in Hongarije afwijkende getallen.

Ondertusschen hebben L. en H. HIRSCHBERG in het Balkanleger der Entente, soldaten van 16 verschillende rassen op het agglutineerend vermogen onderzocht, waarbij een onderling zeer verschillende verdeling in de 4 groepen aan het licht kwam. Thans heeft WESZECSKY in samenwerking met F. VERZAR een verklaring voor hun verschillende cijfers in Hongarije gevonden. Zij hebben namelijk afzonderlijk Hongaren, Duitschers en Zigeuners in hun land onderzocht. Volgens historisch spraakonderzoek zijn de Hongaren van gemeenschappelijke afstamming als de Turken. Sedert 896 in Hongarije, hebben ze zich ook later van tijd tot tijd met Turken vermengd. Bij 1500 Hongaren konden in groep I 12.20%, in groep II 38.00%, in groep III 18.80% en in groep IV 31.00% worden ondergebracht tegenover de in Heidelberg verkregen verdeling van 5.00%, 43.00%, 12.00% en 40.00%, zooals deze door VON DUNGERN was opgemaakt. Daarentegen stemmen de cijfers bij Duitsche kolonisten uit drie dorpen in de omgeving van Boedapest opmerkelijk met de laatstgenoemde getallen overeen (3.10%, 43.50%, 12.60% en 40.80%), niettegenstaande deze kolonisten uit midden-Duitschland stammend, ruim twee eeuwen in Hongarije leefden. Voor dit onderzoek werden 476 schoolkinderen boven den leeftijd van 10 jaar gekozen.

Verder zijn 385 Zigeuners in vijf plaatsen van Hongarije onderzocht. Men weet dat de spraak dezer Zigeuners, die reeds 5 eeuwen in Hongarije leven, in Vóór-Indië wortelt. Merkwaardig is hier de overeenkomst met de cijfers, welke HIRSCHBERG bij Indiërs en Maleiers heeft gevonden (5.80%, 21.10%, 38.90%, 34.20%, bij 385 Zigeuners tegenover 8.50%, 19.00%, 41.20%, 31.30% bij 1000 Indiërs.) Bij beide rassen is groep III grooter dan groep II, terwijl bij Duitschers het juist andersom is en ook bij Hongaren, doch daar in minder mate.

Zoo is men dus instaat drie sedert eeuwen in Hongarije wonende rassen: Hongaren, Duitschers en Zigeuners op grond van de agglutinatie hunner roode bloedlichaampjes te onderscheiden.

M. A. VAN HERWERDEN.

# THE INDEX CEPHALICUS

by G. P. FRETS.

Physician and Prosecutor to the Asylum Maasoord-Rotterdam.

The investigation of the heredity of the shape of head, with which I have occupied myself for some years, placed me before the question, that has been put in anthropology several times, what is the significance of the index cephalicus.

By means of this investigation on heredity I found some characteristics of the index cephalicus, which I communicate here. At the same time I publish here some statistical data taken from my material.

## 1. STATISTICAL DATA.

The material consists of the visitors calling on the inmates of the asylum Maasoord of Rotterdam. By making numerous journeys to Rotterdam and other places, consequently somewhat in the manner of the fieldworkers, I have measured as completely as possible all the members of those families I found of interest for my work. Also a few other families have been inserted into the tables. All persons with a very rare exception are Dutch, most of them inhabitants of Z.-Holland and Zeeland. I believe that my material as far as the shape of the head is concerned may be regarded as normal. Of course deformities of the head are not included in the material.

The total number of observations amounts to 3600, 1545 men and 2057 women. From these 3475 observations are gathered in the tables A- E. All measurements are done by myself with exception of those of fam. 324, which nearly all have been done by the amanuensis of the laboratory. The calculations of the index have all been done by myself. For the statistical calculations I had valued help. Nearly all have been done once by myself; moreover for control and because the increase of the material within the

Table 1

Index	MEN AND WOMEN.				MEN.				WOMEN.				1463 adult women.	
	Observations	Calculated	Observed	Calculated	Observations	Calculated	Observed	Calculated	Observations	Calculated	Observed	Calculated	Observed	Calculated
66	1		3	3	1		6	6					1	
67				3		(0.1)		6						
68				3		(0.4)		6						
69	3	(0.4)	1	3	2		2	3	1	(0.3)	5	5	1	
70			4	11	13		19	19	28	3	5	5		
71	2		6	15	13		30	32	67	3	14	5	20	
72	20		55	28	14		91	96	123	8	29	39	34	2
73	37		103	122	29		188	175	311	10	49	82	59	10
74	62		175	233	36		423	344	636	10	17	49	83	24
75	125		352	402	64		414	485	958	26	36	126	209	24
76	245		688	855	64		712	748	1833	67	297	325	506	45
77	360		1001	1390	122		1120	939	2608	110	583	534	1089	88
78				2342	173		1120	939	2608	164	909	797	1998	128
79	410		1093	3542	190		1230	1126	4098	221	1074	1055	3072	142
80	472		1302	4832	185		1197	1223	5295	221	1074	1055	3072	152
81	470		1298	1274	195		1262	1216	6557	287	257	1395	4467	116
82	446		1232	1182	181		1171	1087	7728	275	276	1337	1246	186
83	313		875	985	103		667	898	3395	259	259	1259	7063	208
84	225		626	743	82		531	667	8926	210	221	1021	1074	156
85	166		458	505	67		434	446	9360	144	168	700	816	106
86	109		112	291	46		298	278	9658	99	114	481	554	70
87	58		167	172	22		142	155	9800	66	70	321	340	37
88	37		105	86	15		97	78	8936	36	38	175	184	10
89	20		55	39	9		58	38	9555	22	19	107	92	12
90	9		6	22	4		26	13	9881	11	8	54	39	13
91	9		2	5	1		6	6	9887	6	3	29	14	7
92	4		11	2	2		13	2	10000	7	1	34	4	1
93				9997					10000	2	(0.4)	9985	9998	2
94				9997					10000			9995	10000	1
95	1		3	10000					10000			9995	10000	
total	3604		10000	10000	1545		10000	10000	10000	2057	2057	10000	10000	1463

N = 3604	N = 2057	N = 1545	N = 10000
M = 80.75	M = 81.04	M = 80.4	M = 78.1
$\sigma = \pm 3.11$	$\sigma = \pm 2.99$	$\sigma = \pm 3.22$	$\sigma = \pm 3.22$
n = 30	n = 26	n = 27	n = 27

q <sub>1</sub> = 78.5	q <sub>1</sub> = 78.5	q <sub>1</sub> = 78.1	q <sub>1</sub> = 78.1
Med = 80.4	Med = 80.4	Med = 80.1	Med = 80.25
$\sigma = \pm 2.985$	$\sigma = \pm 2.985$	$\sigma = \pm 3.11$	$\sigma = \pm 3.11$
n = 25	n = 25	n = 26	n = 27

M = 79.56	M = 78.5	M = 81.04	M = 80.64
$\sigma = \pm 2.985$	$\sigma = \pm 2.985$	$\sigma = \pm 3.11$	$\sigma = \pm 3.11$
n = 21	n = 21	n = 26	n = 27



time that I was engaged with it, made it necessary, also once more by one or two other persons.

In the 5 tables A—E, which are not published here, the material is grouped according to the number of generations that is examined of the families. Table A contains families of parents and children (two generations), table B of brothers and sisters and one or none of the parents. Table C contains families of parents, children and one to three grandparents (three generations); table D contains incomplete families of parents, children and grandparents and finally table E contains families of four grandparents, both parents and children (three complete generations.)

Table 1 (p. 482-3) shows the variability of the headindex of the entire material. Of the whole material ( $N_t$ ), 3604 persons of all ages, the range of variability is  $n_t = 95 - 66 = 30$ . The arithmetic mean is  $M_t = 80.75$ , the standarddeviation  $\sigma_t = 3.11$  and the coefficient of variation  $v = 3.85$ .

For the total number of 1549 men, we find the range of variability  $n_m = 92 - 66 = 27$ , the mean index  $M_m = 80.4$ , the standarddeviation  $\sigma_m = 3.22$  and the coefficient of variation  $v_m = 4.005$ . BOLK (1908, p. 160) finds for 4600 male Dutch 19 years of age and upward a variability of the headindex from 68—93 and for the indices 79, 80, 81 and 82 the frequencies 534, 538, 555 and 503, i. e. 46 % of the material.

For the total number of 2057 women we find  $n_w = 95 - 70 = 26$ ,  $M_w = 81.04$ ,  $\sigma_w = 2.994$  and  $v_w = 3.691$  (see tab. 20).

The standarddeviation is calculated from the formula

$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{\sum p D^2}{n}} \text{ according to the indications of JOHANNSEN (1913, p. 43).}$$

Thus the mean headindex of men is in my material 81.04 — 80.4 = 0.64 lower than that of women. The variability of the headindex

1) With a calculation a year before we found:

$N_t = 3475$ ,  $M_t = 80.75$ ,  $\sigma_t = 3.11$ .

$N_m = 1481$ ,  $M_m = 80.38$ ,  $\sigma_m = 3.22$ .

$N_w = 1994$ ,  $M_w = 81.02$ ,  $\sigma_w = 2.99$ .

And for GALTON's quartils we found (cf. p. 485)

for the whole material  $q_1 = 78.11$ ,  $q_2$  (Med) = 80.14,  $q_3 = 82.16$ .

for all the men  $q^2 = 77.67$ ,  $q_2$  (Med) = 79.75,  $q_3 = 81.81$ .

and for all the women  $q_1 = 78.47$ ,  $q_2$  (Med) = 80.4,  $q_3 = 82.4$ .

is with men ( $\sigma = 3.22$ ) larger than with women ( $\sigma = 2.994$ ).

In agreement with the difference in the arithmetic mean of the headindex of men and women we find that according to the calculations of the quartiles of GALTON (tab. 1) with one fourth of the number of men the headindex is smaller than 77.7, with one fourth of the number of women smaller than 78.5. So, among the low indices there are more men than women. In the same way we find that with three fourths of the number of men the index is smaller than 81.8 and with three fourth of the number of women smaller than 82.4.<sup>1)</sup> Consequently there are among the high indices more women than men. The central half of the men lies between 81.8 and 77.7 with a range of 4.1; so the Quartile (Q) of GALTON is 2.05. Of the women we find  $Q = \frac{82.4 - 78.5}{2} = 1.95$ . Also according to this calculation the variability of the index is larger with man than with woman.

GALTON's  $Q_1$ , i. e. the range of variability from  $q$ , to Med ( $q_2$ ), is for men  $79.8 - 77.7 = 2.1$ ,  $Q_2 = 0$  and  $Q_3 = 81.8 - 79.8 = 2$ . For women  $Q_1 = 80.4 - 78.5 = 1.9$  and  $Q_3 = 82.4 - 80.4 = 2$ . Thus the variations are grouped fairly regularly around the Mediane.

Whether the variability is regular, has further been examined in making curves of frequency, where the distribution of the indices in the material is compared with the normal distribution. On the question, what formels are to be used in investigations of this kind, exists an extensive literature. The conclusion is that for normalising a series of observations on bodylength, headmeasures, skullindices, etc, the formel of the normal curve may be used. To this agree PEARSON (1896, p. 389, 1897 p. 256), FAWCETT (1902), MACDONELL (1901), YULE (1912), RANKE (1904). The coefficients of the binomium of NEWTON are made use of in different ways for the comparison with the distribution of a given material. Very simple, although according to PEARSON not scientific (1896, p 381) is the method of QUÉTELET (1845, p. 124—132) with which I got also good results. Further I used the methods of JOHANSEN (1913, p. 73) and of YULE (1912, p. 307); I give here the results according to YULE.

---

1) See note page 484.

From diagram 1 it appears that the actual distribution of the indi-

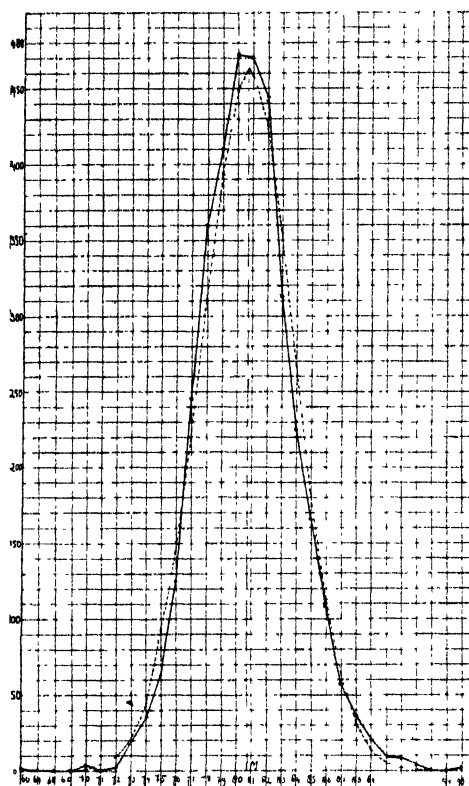


Diagram 1. 3604 Men and Women.

— Observations.  
 ..... Normal Curve.

ces rather well agrees with the normal distribution. The number of observed very low indices (up to 70) is somewhat too large (curve 1 and GALTON's totals table 11); the number of observed cases up to the index 77 is a little too small. So there are too few dolichocephalics. For the indices 78—82 the figure of observations exceeds the calculated one; for the indices 83—87 it is smaller. And finally there are too many very high indices. The quartiles of GALTON for actual and normal distribution differ very little (table 1).

Comparising the actual with the normal distribution the question arises, whether all the

observed differences between actual and calculated frequencies may have arisen merely as fluctuations of sampling, so that the actual distribution may be regarded as strictly normal. I have restricted myself to compare the divergences of actual from calculated frequencies with fluctuations of sampling in the case of single class-intervals. Here YULE gives the formula  $\sqrt{f(N-f)}$  where  $f$  is the expected frequency in a certain interval.

1) In table 1 a line has been put in the columns of GALTON's totals at the place where the relation between the calculated and the observed number changes.



If the divergence of the observed from the theoretical frequency exceeds some three times the standard error, the divergence is unlikely to have occurred as a mere fluctuation of sampling (YULE). Also for this problem PEARSON (1900; '01) has given complicated formulae (p. 491.)

For the largest differences between actual and normal frequency I have calculated the standard error of sampling, so for the indices 72, 75, 78, 83, 84, 91 and 92. Only for the index 91 three times the standard error is larger than this difference. The too large number of very high indices is caused by the children with very high indices in fam. 3 (tab. C fam. 3k and Tab. E fam. 3e and 3g).

There is little skewness in the curve; the mode being 80 (81) and the means 80.75.

When we look for the total number of men at the distribution of indices (diagram 2 and tab. 1), it appears that the top of curve 2 is still a little larger than of curve 1. Here too there are too few dolichocephalics (up to index 77) and too few brachycephalics with the index 82—85. The agreement between actual and normal distribution is good. For index 83 three times the standard error is still equal to the difference between the observed and the calculated number.

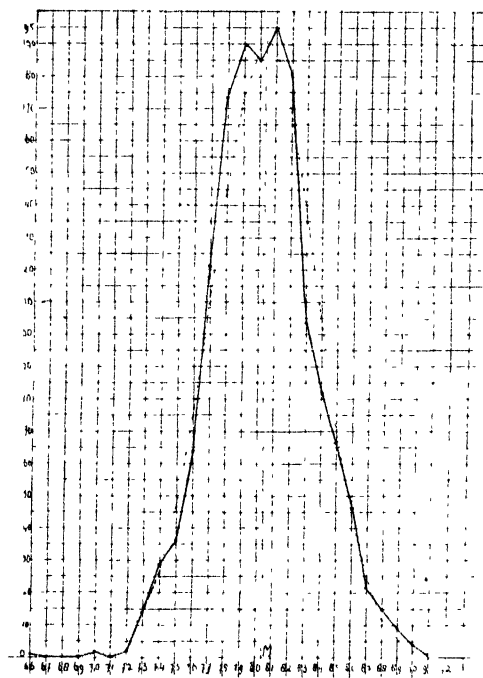


Diagram 2. 1545 Men.

— Observations.

..... Normal Curve.

The quartiles of GALTON for the normal distribution of men differ a little more from the actual distribution than for men and women (tab. 1.)

Table 2.

## 44941 Swedish recruits (Reizius u Fürst 1902).

Index.	Observations.	Calculated.	Observ. p. 1000.	Calculated p. 10000.	Ostlin's totals		difference between normal and actual distribution	Standard error of sampling $\sqrt{3 \times}$	result of test.
					Observ.	Calculated.			
57	1		0.02		0.02		1		
58			0.02		0.04		1		
59	1		0.02		0.04				
60			0.02		0.04				
61	1		0.02		0.08		1		
62	6		0.12		0.08		6		
63			0.06		0.2				too many
64	3	3	0.06	1	0.26		0		
65	4	9	0.08	2	0.34		5		
66	15	27	0.32	16	0.66	8	12	16	
67	48	74	1	50	1.66	24	26	26	
68	115	183	2.6	40	4.26	64	68	40	
69	295	411	6.6	91	10.86	164	168	40	too few
70	611	826	15.3	327	33.2	332	324	95	" "
71	1356	1473	32.8	327	56.16	662	662	95	" "
72	2369	2386	52.8	331	108.96	1193	117	143	" "
73	3672	3484	82	775	191	1968	188	170	
74	4933	4580	110	1018	301	2986	353	191	too many
75	6058	5433	135	1209	436	4195	625	207	" "
76	5819	5798	129	1290	565	5485	21	213	" "
77	5605	5564	125	1247	690	6732	41	209	
78	4784	4831	105	1047	875	7855	407	157	
79	3582	3759	75	836	923	8492	291	120	too few
80	2348	2652	32	397	955.96	9229	133	120	" "
81	1613	1613	32	397	955.96	9229	133	120	" "
82	1919	1955	20.4	212	976.36	9811	36	92	" "
83	466	486	10.3	108	986.66	9919	20	66	" "
84	286	226	6.4	50	993.06	9969	60	45	too many
85	147	95	3.2	21	996.26	9990	52	29	" "
86	59	34	1.3	7	997.56	9997	25	17	" "
87	43	12	1.4	2	998.86	9999	15	15	" "
88	19	(1)	0.2	1	999.18	10000	15	15	" "
89	13		0.3		999.48		13		" "
90	7		0.06		999.64		7		" "
91	3		0.06		999.7		3		" "
92	3		0.06		999.82		3		" "
93	6		0.08		999.9		6		" "
94	4		0.08		999.9		4		" "
95	3		0.06		999.96		3		" "
96	2		0.04		1000		2		" "
97	2		0.04		1000.02		2		" "
98	1		0.02		1000.02		1		" "
total	44941	44941	1000	10000	10000	10000			

N = 44941

M = 76.122 (75.855)

 $\sigma = 3.082$  $\alpha = 42$  $q_1 = 73.5$ 

Med = 75.5

 $q_3 = 77.7$ 

N = 900

M = 83.07 (Elderton).

 $\sigma = 83.066$  (byrme). $\sigma = 3.46$  (Elderton). $\sigma = 3.447$  (byrme).

## 900 alibayerische Schädel.

Index	Observations.	Calculated Elderton (1901)	Calculated after Yule	Observed	Calculated Elderton	Calculated after Yule	Calculated after Yule
70	1	1	1	1	1	1	1
71	1	1	1	1	1	1	1
72	0	1	2	3	2	2	2
73	0	1.5	3	4	3	3	3
74	0	3.5	7	4	8	8	8
75	3.5	7.5	13	14	15	14	14
76	12.5	13.5	22	19	26	24	25
77	17	23	35	41	39	39	40
78	37	35.5	52	61	58	58	59
79	55	52.5	70	79	77	79	79
80	71.5	69.5	87	91	96	97	97
81	82	86	99	129	109	110	111
82	136	108.5	106	136	116	116	115
83	166	108.5	106	136	116	116	115
84	182	99.5	109	119	111	111	111
85	107	88.5	109	91	98	99	99
86	74	72	72	82	80	80	80
87	58	54	54	65	60	60	60
88	34.5	37.5	37	38	42	41	40
89	19	23.5	24	21	26	27	26
90	10	14	14	11	16	16	15
91	8	3.5	8	9	9	9	8
92	3	3.5	4	3	4	4	4
93	1.5	2	2	2	2	2	2
94	1.5	2	1	2	2	2	1
95							
96							
97	1		1				
98							
total	900	900	900	1000	1000	1000	1000
N	900						
M	83.07 (Elderton).				80.25		80.2
Med	83.066 (byrme).				82.6		82.5
$\sigma$	3.46 (Elderton).				84.9		84.9
$\sigma$	3.447 (byrme).						



Curve 3 for the whole number of women has a somewhat-

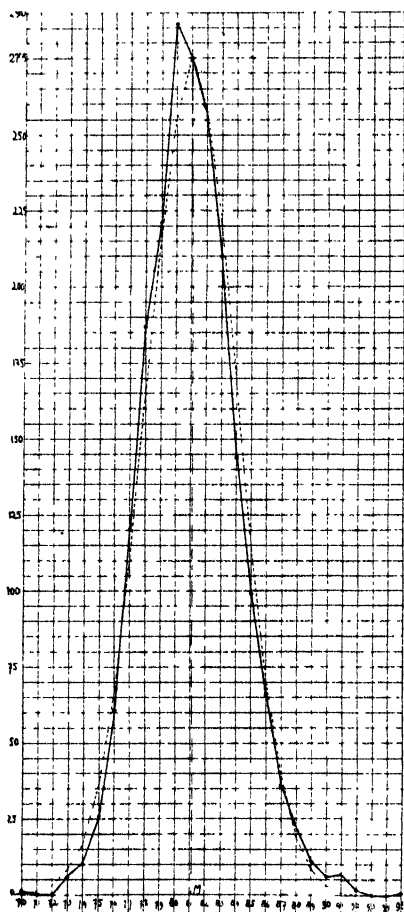


Diagram 3. 2057 Women.

————— Observations.  
 ..... Normal Curve.

higher top than the normal curve. For the rest we find the same properties as with curve 1 and 2. There is a great resemblance of the quartiles of GALTON for the calculated and the observed figures (tab. 1). For no index the difference between actual and normal distribution exceeds the admitted fluctuation of sampling.

Skewness is slight, the mode being 80, the mean 81.04.

The methods applied to my material I have also used for the known Swedish material of RETZIUS and FÜRST (1902). Table 2 (p 488) and diagram 4 give the results. I found the mean,  $M = 76.122$  (RETZIUS and FÜRST give  $M = 75.855$ ) and the standard deviation  $\sigma \pm 3.082$ . For GALTON's quartiles I found  $q_1 = 73.5$ ,  $Med = 75.5$  and  $q_3 = 77.6$ .

Curve 4 does not differ apparently from the curves 1—3; but comparing the differences of the actual and the normal distribution with the

standard error of sampling we find in many cases the differences too large. The number of observations of the indices 68 — 71 is much too small (see tab. 2) and for the indices 73, 74 and 75 much too large. Again, for the indices 79 and 80 the figure of observations is much too small and beginning with index 84 the number of observations is much too large. So there are in this very large material of 44941 persons great differences between actual and normal distribution.

For this Swedish material I have applicated also the formula of PEARSON (1900) to test the goodness of fit according to the indications of ELDERTON (1901; p. 155) I find that in this case the fit of the normal curve is extremely bad. Also for my material I find that the fit is bad. The normal curve of the 900 Bavarian skulls (tab. 2) shows a very good fit.

When I see, that for the Swedish material the discrepancies between actual and normal distribution, that are revealed by the calculation of the standard error of sampling, are grouped regularly (see tab. 4), and that there are similar but smaller differences between actual and normal distribution in my material (p 482, tab. 1 and diagrams 1—3), so I am inclined, to attribute the fact that the curves do not fit, to the very large material with

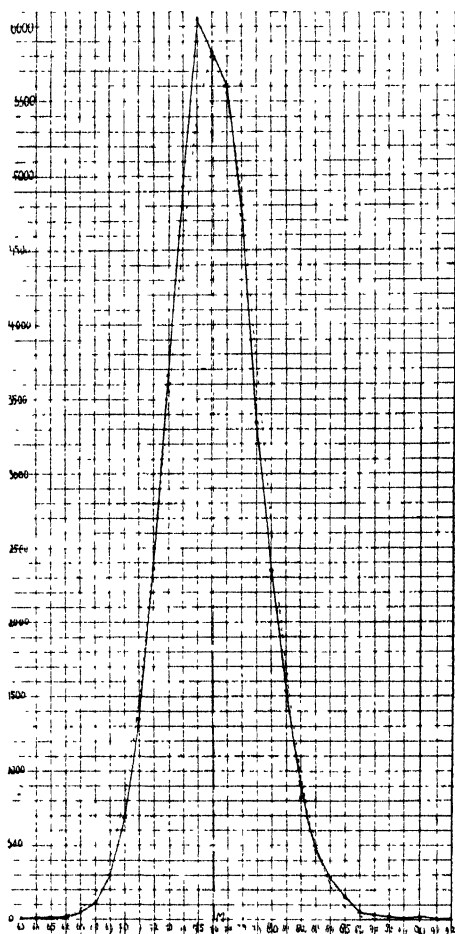


Diagram 4. 44941 Swedish recruits

Observations.

..... Normal Curve.

which we have to do. TOCHER (1906) for 4000 males and almost as many females gives normal and skew curves. The diagrams show clearly that the fit of the skew curves is much better than of the normal curves. TOCHER's conclusion of his calculations is that the fit of the normal curve is very bad. He emphasizes that the appli-

cability of the normal curve, that FAWCETT, MACDONELL, PEARL a. o. (p. 485) found, is restricted to short series of distribution (p. 304).

A further investigation of this question will have to consider, if the biological fact that brachycephaly is dominant over dolichocephaly may explain the skewness of the curve.

There remains one irregularity in the Swedish material that may be due to faults of it. There are too many low indices (up to index 63), and also too many very high indices (higher than 85). The range of the material is 42, of the calculated one 26. In the Swedish material a few pathological forms have been inserted probably (see also RETZIUS and FÜRST, p. 104). Yet we must think here of the warning of PEARSON (ELDERTON 1901, p. 157 cited from PEARSON) that a theoretical probability curve without limited range will never at the extreme tails exactly fit observation.

According to RETZIUS and FÜRST the mean index is 75.855 (we found 76.122). With regard to this figure we must consider that RETZIUS and FÜRST have subtracted from the values for the head-index two units to get the values for the skullindex. Moreover they have rounded off the indices to wholes by omitting the figure behind the decimal. In order to compare my results with those of RETZIUS and FÜRST my indices must be diminished with two or three units (see also p. 506).

The standarddeviation of the Swedish material is  $\pm 3.08$ ; of my material of men, it is  $\pm 3.22$  and of adult men  $\pm 2.985$  (see p. 499). So the variability of the Swedish material is not smaller than of my material (PEARL 1905, p. 47, 48).

Moreover table 2 contains the material of 900 Bavarian skulls, for which ELDERTON (1901) of the Biometrican School has calculated the normal distribution. We see, that my calculations according to YULE (also according to QUÉTELET) agree very well with those of ELDERTON.

The result of the inquiry of the variability of our material is, that the headindex with men is  $80.4 \pm 3.22$  and with women  $81.04 \pm 2.99$ . So these values with the standarddeviations show still more distinctly than those from the calculations of GALTON's quartiles, *that the mean headindex of men is somewhat smaller than that of women and that the variability is larger in men than in women.*

Table 3. 639 brothers and 639 sisters.

Index	BROTHERS		SISTERS	
	Observations	Calcul.	Observations	Calcul.
70	1			
71		1		
72	1	3		1
73	3	6	2	2
74	9	10	2	5
75	15	18	7	10
76	26	29	19	20
77	49	43	35	33
78	64	57	64	49
79	85	69	62	66
80	79	77	85	80
81	79	77	86	86
82	68	71	83	82
83	43	59	68	70
84	31	44	43	54
85	32	32	37	37
86	26	20	20	22
87	13	12	12	12
88	7	6	3	6
89	4	3	7	3
90	2	1	2	1
91		1	2	
92	2			
total	639	639	639	639
	$M_b = 80.59$		$M_s = 81.12$	
	$\sigma_b = 3.27$		$\sigma_s = 2.97$	

To compare the variability of the shape of head of man still more exactly with that of woman, the brothers and the sisters are gathered from the material, taking from every family as many brothers as sisters. Tab. 3. shows the variability and the distribution of frequency of the indices. For 639 brothers and 639 sisters we find for the brothers  $M \pm \sigma = 80.593 \pm 3.27$  and for the sisters  $M \pm \sigma = 81.12 \pm 2.97$ . GALTON's quartiles are for the brothers

$q_1 = 77.9$ , Med = 79.8 and  $q_3 = 82.0$ , for the sisters  $q_1 = 78.5$ , Med = 80.5 and  $q_3 = 82.5$  1).

The distribution of frequency agrees rather well with the calculated numbers (tab. 3). For the brothers the divergence is large for the index 79 (69 and 85) and for the index 83 (59 and 43). In both cases three times the standard error of sampling  $3 \times \sqrt{f \left( \frac{N-f}{N} \right)}$  is still larger. With the whole material the index of the men is  $81.04 - 80.4 = 0.64$  lower than of the women and with the brothers and sisters this difference is  $81.12 - 80.59 = 0.53$ . The standard deviation of the index of the brothers is a little larger than of the men.

According to an investigation of K. PEARSON (1897) on the variability of man and woman there would be no distinct difference between the variability of both. For the headindex it is evident — as far as the material of this investigation goes — that the index of man is somewhat smaller than of woman and that the variability of the index of man is surely somewhat larger than of woman (see p. 492).

The mean headlength and headbreadth in my material has been calculated for 933 adult men and for 1426 adult women (tab. 4 — 7). 2) As adults I have taken all that are 20 years of age and older.

1) A year before we found for 610 brothers and 610 sisters  $M_b \pm \sigma = 80.56 \pm 3.25$  and  $M_s \pm \sigma = 81.09 \pm 2.995$

2) I omit the publication of the tables 4 and 5, where headlengths and headbreadths are given in mm. The distribution of frequency of these tables is irregular. The reason is that the observations are done in mm. exact, but that I have often rounded them off. I did so, because the division of my compasses is per 5 mm. and the division per 1 mm. has been supplied by myself as exactly as possible. Several times a little above 19 I shall have noted as 19 and not as 19.1. Something above 19.1 I shall often have noted as 19.2. So there are too few observations of 19.1 cm. The same is true for 19.4, 19.9 etc. To eliminate this mistake I have grouped in tab. 6 the frequency according to a scale of 2.5 mm. (in tab. 4 and 5 to a scale of 5 mm., also).

It has to be mentioned that in the diagrams 5—8 the mean is drawn in the normal curve a little to the left. The mean of the normal curve is a little smaller. The reason is that the original mean has been calculated from the material that is grouped in class-intervals of 1 mm. Grouping the material in class-intervals of 2.5 mm. in the way that we applied the mean is somewhat too small.



Table 6. Headlength and headbreadth of 935 men and 1426 women.

HEADLENGTH					HEADBREADTH				
Length in mm.	Men		Women		Breadth in mm.	Men		Women	
	observed	calcul.	obs.	calc.		obs.	calc.	obs.	calc.
162.5			1	1	132.5	2		2	3
165			3.5	2	135	0.5	1	21	12
167.5			11.5	7	137.5	3.5	4	42	39
170	1		12	20	140	11.5	12	83.5	96
172.5	2	1	47	48	142.5	24.5	29	174.5	180
175	1	4	102	96	145	46	58	251.5	260
177.5	4	10	144	159	147.5	106	98	297.5	291
180	27.5	22	243.5	217	150	145.5	138	263.5	250
182.5	47.5	42	246.5	245	152.5	151.5	160	179.5	165
185	68.5	71	212	231	155	152	154	68.5	84
187.5	108.5	103	184	180	157.5	144	123	29.5	33
190	130.5	129	108	116	160	77.5	81	6.5	10
192.5	137.5	140	68	62	162.5	40.5	44	4.5	2
195	120.5	132	24	28	165	17.5	20	1.5	1
197.5	120.5	108	11	10	167.5	6.5	8	0.5	
200	68	77	5.5	3	170	3	2		
202.5	47	48	1.5	1	172.5	1	1		
205	29	26	1		175				
207.5	13	12							
210	4.5	5							
212.5	1.5	2							
215	1	1							

Tab. 6 shows the actual and the normal distribution for class-intervals of 2.5 mm. From Tab. 7 we see that the mean headlength of man is about 1 cm. larger than of woman; for the mean Table 7.1)

Sex	Number	Length	$\sigma$	V	Breadth	$\sigma$	V
M	933	193.4	6.58	3.4	154	5.60	3.64
W	1426	183.6	5.82	3.17	148	4.85	3.28

1) With a calculation some time before of a somewhat smaller material we found  $L_m = 193.4$ ,  $B_m = 153.9$ ;  $L_w = 183.7$  and  $B_w = 148.1$  mm.

headbreadth the difference is 0.6 cM. The standard deviation and the coefficient of variation are larger for man than for woman. The standard deviation is larger for the headlength than for the headbreadth. The differences between the coefficient of variation are slight; they are a little larger for the headbreadth than for the headlength.

These results are opposed to the opinion of TSCHÉPOURKOWSKY (1905, p. 290) that the varieties of the human headform are mostly owing to the variation of the breadth.

BOLK (1903, p. 136) finds that with 302 Dutch skulls the modus of the length is 182 m.m. and of the breadth 142 m.m. With 50 adult men BOLK finds the mean headlength = 188.6 and the mean headbreadth = 154.8 mm; with 50 adult women, he finds  $M_l = 182.5$  and  $M_b = 146.6$ .

The series of tab. 6 show a regular distribution of frequency for length as well as for breadth. The agreement between actual

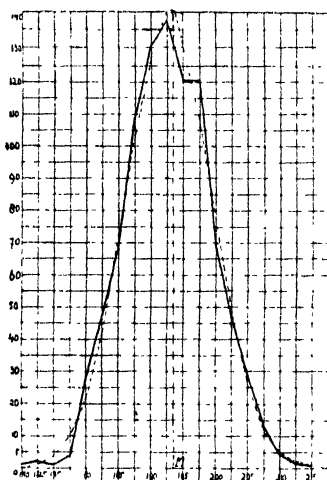


Diagram 5. Headlength. 933 Men.

— Observations.  
 ..... Normal Curve.

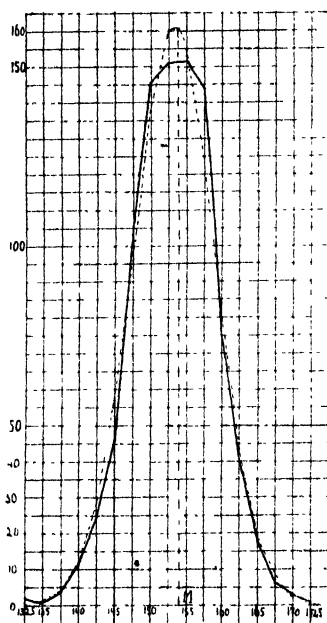


Diagram 6. Headbreadth. 933 Men.

— Observations.  
 ..... Normal Curve.

and normal distribution is good. (See also diagr. 5—8).

Of course being collected for family inquiries, the material

contains many observations of children (tab. 8 and 9). According to

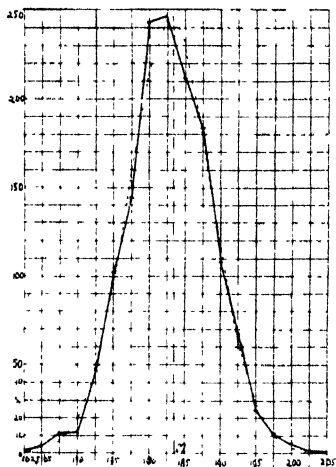


Diagram 7. Headlength. 1426  
Women.  
Observations.  
..... Normal Curve.

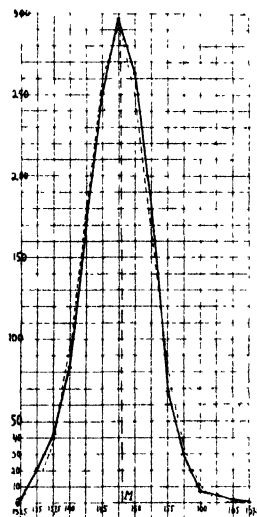


Diagram 8. Headbreadth.  
1426 Women.  
Observation.  
..... Normal Curve.

WELCKER (1862, p. 72) the skull of newborns should be more dolichocephalic than of adults. WELCKER came to this result by calculations which have not much value I think. From the table published by PFITZNER (1901) a difference between indices at several ages is not obvious. A. RETZIUS (pag. 19) remarks, that a child of two years has already its fixed shape of head. E. FISCHER (1913) concludes from investigations of PFITZNER that after the fourth year the head is no more subject to important changes of shape. PEARSON (1897, p. 359) calculates the mean headindex of 16000 American children 6—10 years of age from dates of M. PORTER, who gives the mean headlength and the mean headbreadth of them. PEARSON finds that for boys as well as girls the headindex in these years slightly increases for boys from 80.32—80.79, for girls from 80.87—81.10).

For my material the difference between the headindex of adults and children appears from tab. 8 (p 498) and tab. 9. The differences

Genetica IV.

**Table 8. Headlength, — breadth and — index of 730 young male and 798 young female persons.**

Age	Number		Mean L.		Mean B.		Mean Ind.	
	M	F	M	F	M	F	M	F
0. <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	12	15	132.8	137.3	107.2	110.4	80.7	80.6
<sup>1</sup> / <sub>2</sub>	15	5	149.7	146.6	122.6	122.6	81.9	82.2
1	25	25	161.1	156.6	131.2	129.8	81.4	82.9
2	29	24	168.4	162.7	136.3	133.0	81.0	81.7
3	35	28	170.8	165.6	137.0	134.1	80.0	81.0
4	29	44	172.4	168.9	139.2	136.7	80.8	80.9
5	30	29	176.4	168.5	143.0	137.6	81.1	81.7
6	28	18	175.5	169.2	142.7	139.2	80.2	82.2
7	26	21	179.4	173.8	145.4	140.5	81.1	80.8
8	38	25	179.5	173.1	143.9	140.8	80.2	81.3
9	37	32	178.1	174.5	145.2	141.3	81.5	81.0
10	31	28	180.3	175.0	146.7	141.4	81.4	80.8
11	38	38	179.6	176.5	146.6	142.4	81.6	80.7
12	27	36	182.2	176.3	147.9	143.4	81.2	81.3
13 <sup>1)</sup>	33	23	184.7	177.9	148.6	142.6	80.5	80.2
14	29	28	182.7	179.4	149.0	143.8	81.6	80.2
15	18	26	185.6	181.1	149.9	144.4	80.8	80.0
16	29	30	186.5	181.5	149.0	148.5	80.0	81.8
17	25	42	183.8	180.6	150.9	147.1	82.1	81.5
18	30	32	188.5	180.4	151.4	147.5	80.3	81.8
19	29	29	189.8	182.0	151.5	146.4	79.8	80.4
20	17	57 <sup>2)</sup>	190.6	181.0	151.5	145.2	79.5	80.2
21	22	27	190.5	180.1	151.9	146.3	79.7	81.2
22	21	35	191.2	180.7	153.3	147.2	80.2	81.45
23	25	27	191.3	181.3	153.3	147.2	80.1	81.2
24	16	23	193.0	183.0	153.0	147.6	79.3	80.65
25	20	24	194.0	182.5	153.7	147.6	79.2	80.9
26	16	27	190.7	184.5	152.7	148.1	80.1	80.3

1) 'BOLK, (1903) finds for 50 Dutch boys 13 yrs of age  $M_1 = 182.2$ ,  $M_b = 147.2$  and for 50 Dutch girls of the same age  $M_1 = 178.8$  and  $M_b = 141.6$ .

2) Also about 20 years.

Table 9.

AGE	NUMBER		INDEX	
	M	F	M	F
0—4	145	141	80.96	81.55
5—9	159	125	80.82	81.4
10—14	158	153	81.26	80.64
15—19	131	159	80.6	81.1
20—24	101	169	79.76	80.94
25—26	36	51	79.65	80.6
0—19	593	578	80.9	81.22
20—	962	1463	79.65	80.64
0—	1545	2057	80.4	81.04

are slight and irregular and the numbers small,<sup>1)</sup> but when we group the material as in tab. 9, it appears, that with advancing age (0—20 years) the index slightly falls. Also it appears from tab. 8, that the growth of the head continues to about the twenty-fifth year (see also QUETELET 1875, DENIKER 1900, p. 31 and PFITZNER 1901). SCHUSTER (1911, p. 48 and tab. 1) finds from head-measurements with 957 English students of 18—26 years, that there is some indication that the length increases during the period dealt with. The mean headlength at 18 is 195.2 m.m., at 21 196.05 and at 27 197.4 m.m. The breadths for these years are 152.9, 152.7 and 153.1 m.m. respectively, so that this measurement shows little if any increase.

For the index of the adults of my material (tab. 1) I find for 962 men aging 20 years and more  $M = 79.65$  and  $\sigma = \pm 2.985$  and for 1463 women of the same ages (tab. 1)  $M = 80.64$  and  $\sigma = \pm 2.815$ . So, comparing the mean indices of the whole material, of the adults and of the children (tab. 9), it is clear that in my material the index of children is a little higher than that of adults.

RETZIUS and FÜRST found for the mean index of 45000 recruits  $M = 75.855$ , I calculated  $M \pm \sigma = 76.122 \pm 3.082$ . I found for 962 adult men  $M \pm \sigma = 79.65 \pm 2.985$ . When we take into consideration, to compare my material with the Swedish, that the index of my

1) For each age the variability of headlength, headbreadth and index is very large, but the number of observations is too small, to express it in the standard deviation.

Table 10 a.

### Headlength, -breadth and

**Index at different ages. 82 boys.**

[illegible]

1) Added afterward (1921).



Table 10 b.

Headlength, — breadth and in

ind jo N	Age	L.	B.	Ind.	ind jo N	Age.	L.	B.	Ind.
16	3 m	13.6	10.9	80	298	6 m	14	12.2	86.7
	1.5 yr	16.3	12.9	79.6		1.5 yr	15.5	13.3	85.5
324	6 m	15.4	12.4	80.5	73	1	16	12.8	80
	2 yr	17	13.1	77.1		2	16.9	13.3	78.7
34	2	16.8	12.8	76.3	85	2.5	16.1	12.9	80.1
	3	17.1	13.1	76.7		3	16.5	13.3	80.3
					64 <sup>1)</sup>	3.5	16.5	12.7	82.9
						4	16.3	13	80
137	3.5	16.2	13.3	82.5	34	3.5	16.5	13.3	80.6
	4.5	16.6	13.4	80.3		4.5	16.8	13.4	80
22	4	16.7	13.7	82.2	90	4	15.3	13.6	88.8
	5.5	16.8	13.8	81.5		5.5	15.4	13.8	89.5
3	5	16.6	14	84.2	34	5	17.9	13.7	76.8
	6	16.4	14.1	86		6	18	13.6	75.3
21	7	17	13.8	81.2	124	7	16.3	13.5	83.1
	8	17.4	14	80.5		8	16.4	13.6	83.2
292	8	16.9	14.8	87.7	22	9	18.2	14.5	79.7
	8.5	17.1	14.8	86.5		10	18.2	14.6	80
339	9	17.7	14.2	80	73	11	18.1	14.3	79
	10	17.8	14.2	79.5		11.5	18.1	14.2	78.5
339 <sup>1)</sup>	9	17.2	13.8	80.5					
	11	17.4	13.9	79.6					
3	11	17.2	14	81.3	3	11	17.3	14	80.7
	12	17.2	14	81.2		12	17.3	13.8	79.8
73	11	17.6	14.7	83.2	3	12	17.3	14.1	81.8
	12	17.7	14.7	82.8		13	17.3	14.2	81.8
269	12.5	18.5	13.9	75.2	32	12	18.2	14.8	81.3
	14	18.7	14	74.9		13	18.2	14.8	81.3
3	14	17.5	13.8	78.6	85	12	17.8	14.2	79.2
	15	17.7	13.9	78.6		13.5	18.1	14.4	79.5
3	17	17.4	14.4	82.7	85	17	18.2	14.8	81.3
	18	17.4	14.4	82.7		18	18.3	14.8	80.5

1) Added afterward (1921).

Index of children at different ages. 53 girls.

ind jo N	Age.	L.	B.	Ind.	ind jo N	Age	L.	B.	Ind.
16	3 m	13.9	11.2	80.5	32	3 m	13.9	± 10.6	78.8
	1.5 yr	16.5	13.1	79.2		1 yr	15.9	12.9	80.7
324	1.5	15.9	12.3	77.2	22	2	16.4	13.2	80.2
	2.5	16.2	12.5	76.8		3	16.8	13.3	79.5
3	3	16.9	14.1	83.4	22	3	16.7	13.3	79.6
	4	16.9	14.1	83.7		4	16.7	13.3	79.5
16	4	17.1	13.6	79.7	22	4	16.4	13.7	83.5
	5	17.3	13.8	80		5.5	16.5	13.8	83.9
171	4	17.3	13.9	80.5	339	5	17.1	14	81.5
	6	17.5	14.2	81.2		6	17.3	14.1	80.5
124	5	16.7	13.3	79.5	73	6	16.5	13.7	83.2
	7	17.1	13.4	78.3		7	16.6	13.8	83.2
3	8	17	14.3	84.5	32	8	18.5	14.5	78.3
	9	16.9	14.3	84.8		9	18.6	14.5	78.3
34	9	18	14.6	81.7	85	9	18.1	14.3	79
	10	18.1	14.6	80.7		10	18.2	14.3	78.5
301	10	18.6	14.8	79.5	124	10	17.9	14.3	79.8
	11	18.6	14.7	79		11	18.2	14.2	78.3
	11.5	18.6	14.7			12	18.2		
16	11	17.8	14.7	82.5	32	11	18.5	14.9	80.1
	12	17.9	14.7	82		12	18.5	14.8	79.5
15	12	17.3	14.2	82.2	34	12	18.7	15	80.1
	13	17.2	14.2	82.3		13	18.7	15	80.1
124	13	16.4	14.4	88.1	292	13	18.2	14	76.5
	14	16.4	14.4	87.5		14	18.2	14.1	77
22	14	18	14.8	82.2	171	14	18.3	15	81.8
	17	18.3	14.7	80.3		17	18.3	14.8	80.4



material must be diminished with 2 or 3 units (p. 492), it appears that the index of the Swedish material is about one unit lower than that of the Dutch (p. 017).

To get an insight into the movement of growth of the head it is necessary to observe children several years consecutively. The data that I have gathered on this subject are laid down in table 10 (p. 500-3). From the 82 boys of tab. 10 that I have measured with about one year interval I have calculated the mean index of the two successive ages<sup>1)</sup>. I found  $M_1 = 81.23$  and  $M_2 = 81.14$ . For 53 girls I found  $M_1 = 81.06$  and  $M_2 = 80.76$ . Of boys as well as of girls the index has gone back a little in the course of about one year. Calculating from this material of children (tab. 10) the mean growth pro year for succeeding ages, I find a rather regular movement of growth. If the material were larger it would be possible to decide in this way, if there are periods of stronger growth. (KAUP, 1922).

Tab. 11 (p. 505) gives the indices of some families of which I took three measurements in about 3 years. Remarkable is fam. 3d of 14 children of 13—0.5 years. We see from it that there are in this family little plus differences as well as little minus differences (f. i. plus differences of the 9<sup>th</sup> and the 10<sup>th</sup> child with indices of 84 and 85). The mean index of the first measurements of these 14 children is 81.86 and of the 3<sup>rd</sup> measurements 81.99. With young children irregularities are sometimes found. So in fam. 34c a child of 4 months has an index 85.2; at the age of one year the index is 81.5 and at the age of 3 years 79.3. A brother of this child had at the age of 4 months an index of 85 and now 2 years of age it has an index of 88. We have to do here with modifications at early ages (WALCHER). These children are very weak, had rachitis. I suppose that the first of these children has got successively the index that belongs to it according to its hereditary constitution.

From our inquiry of the headindex of children we may conclude that the index changes little during the growth. The index of adult men and women is a little lower than that of boys and of girls. The index of a number of boys and of girls at different ages was also with a second measurement slightly lower than a year before.

1) The boys and girls of tab. 10 and 11 that I measured twice or thrice are of course only once inserted in tab. 13 and 14.



Sometimes the index of a child increases a little during the growth.

In the first year of life the modificability of the head is great. So with weak children one may find a high index that after one or two years decreases. Little differences may also be accidental, for measuring children is more difficult than adults.<sup>1)</sup> It is of interest that extreme indices in general are preserved.

We now have to make a remark on the relation of skull- and headindex. Of a few families for one of the parents I only dispose of the skullindex. These cases always concern the deceased of the asylum, often emaciated and worn-out individuals. Usually the headindex is diminished with two units to get the skullindex (DENIKER, 1900). This is also advised by FÜRST (1902, p. 87). I have done a series of observations with the obductions. Table 12 contains the figures of 57 cases. For the average difference of head- and skullindex was found  $M = 0.78$  and  $\sigma = \pm 0.695$ . According to these observations the amount with which the head-index has to be diminished to get the skullindex is very variable and does not exceed 1.5 units.

FÜRST's observations vary in a high degree also. Diminishing the headindices of his material with 2 units he gets a too low skullindex.

From the measurements done by GLADSTONE (1905 p. 110) of the thickness of the scalp with men and women at different ages I calculate that with males and with females the index has to be diminished with one unit. The differences, between men of 20—46 years of age and men 46 years of age and upward, of the correction from head- to skullindex are very slight. WELCKER and MERKEL observed that the thickness of the scalp is 5.5 mm (LEE 1901, p. 251).

1) See also PEARSON 1911, p. 78. The personal equation element in the process of headmeasurements will be rather large. This will be true especially with measurements of thickness of scalp of post-mortem objects and with headmeasurements of young children. The same person also will not always get the same results in the course of some years. I myself f. i. got in the 2<sup>nd</sup> and 3<sup>rd</sup> year of this inquiry several times somewhat smaller values for the headlength and the headbreadth, because I exercised then a little more pressure with the compasses. I did so under influence of head- and skullmeasurements with post-mortem objects.

Table 12. Head- and Skullindex.

N. of Case.	HEAD.			SKULL.			DIFFERENCE.		
	L.	B.	Ind.	L.	B.	Ind.	L.	B.	Ind.
18.8	18.85	15.2 a. 15	80.5	18.45	14.8	80.2	0.4	0.4	0.3
18.10	17.95	14.5	80.8	17.6	14.1 a. 15	80.25	0.35	0.4 a. 0.35	0.55
18.11	18.6	15.65	84.14	18.4	15.25	82.88	0.2	0.4	1.26
18.12	21.2	15.9	75.2	20.8	15.35	73.8	0.4	0.55	1.4
18.13	18.6	15.3	82.4	18.3	14.85	81.15	0.3	0.45	1.25
18.14	19.65	15.5	78.9	19.1	15.05	78.9	0.55	0.45	0
18.15	18.5	15.2	82.16	18.1 a. 15	14.8	81.63	0.4 a. 35	0.4	0.53
18.16	18.2	14.7 a. 75	80.9	18.05	14.35	79.5	0.15	0.4 a. 35	1.4
18.17	18.7	15.25	81.55	18.3	14.8	80.87	0.4	0.55	0.68
18.18	18.8	14.55	77.4	18.3	14 a. 05	76.6	0.5	0.5 a. 55	0.8
18.20	18.7	14.95	80	18.35	14.8	80.6	0.35	0.15	0.6
18.21	19	15.3	80.5	18.65	15	80.4	0.35	0.3	0.1
18.23	17.2	14.2	82.56	17	13.75	80.9	0.2	0.45	1.66
18.24	18.2	14.9	81.85	18	14.5	80.55	0.2	0.4	1.3
18.25	19.7	15.35	78	19.2	14.95	77.86	0.5	0.4	0.14
18.26	17.55	13.9	79.2	17.3	13.6	78.6	0.25	0.3	0.6
18.27	19.1	14.2 a. 25	74.5	18.8	13.9	73.9	0.3	0.3 a. 35	0.6
18.28	19.55	15	76.7	19.05	14.4	75.06	0.5	0.6	1.64
18.29	19.6 a. 65	14.7	74.9	19.2	14.4	75	0.4 a. 45	0.3	-0.1
18.30	19.5	15.9	81.4	19.2	15.35	80	0.3	0.55	1.4
18.32	19.4	14.3	73.7	19.15	13.9	72.5	0.25	0.4	1.2
18.33	19.4	15.1	77.8	19	14.7	77.4	0.4	0.4	0.4
18.38	19.45	14.05	72.2	18.8	13.5	71.8	0.65	0.55	0.4
18.40	19.6	14.7	75	18.95	14.4	76	0.65	0.3	-1.
17.1	18.3	15.1	82.5	18.05	14.7	81.4	0.25	0.4	1.1
17.2	18.3	15	82	18	14.75	81.7	0.3	0.25	0.3
17.3	18.1	15.3	84.5	17.8	15.05	84.5	0.3	0.25	0
17.4	15.7	12.1	77	15.3	11.8	75.3	0.4	0.3	1.7
17.5	17.3	13.9	80.5	17.1	13.5	78.9	0.2	0.4	1.6
17.6	18	14.25	79.2	17.75	14	78.6	0.25	0.25	0.6
17.7	17.85	14	78.4	17.4	13.6	78.2	0.45	0.4	0.2
17.8	18.5	15.1	81.6	17.8	14.55	81.7	0.7	0.55	-0.1
17.9	19.9	16.3	81.8	19.3	15.65	81.2	0.6	0.65	0.6
17.10	19.1	15.7	82.2	18.7	15.2	81.3	0.4	0.5	0.9
17.11	18.2	15.15	83.3	17.7	14.4	81.3	0.5	0.75	2.

Table 12. (Continued).

N. of Case	HEAD.			SKULL.			DIFFERENCE.		
	L	B.	Ind.	L.	B.	Ind.	L.	B.	Ind.
17.12	18	14.3	79.4	17.7	13.9	78.5	0.3	0.4	0.9
17.13	18.5	15.8	85.3	17.7	14.95	84.5	0.8	0.85	0.8
17.14	19.1	15.1	79	18.5	14.65	79.2	0.6	0.45	- 0.2
17.15	19.2	15	78.1	18.8	14.65	77.9	0.4	0.35	0.2
17.16	18	13.8	76.7	17.8	13.4	75.3	0.2	0.4	1.4
17.17	18.6	14.75	79.3	18.2	14.3	78.6	0.4	0.45	0.7
17.18	18.15	14.85	81.8	18	14.45	80.3	0.15	0.4	1.5
17.19	19.3	17.2	89.2	19.1	16.7	87.3	0.2	0.5	1.9
17.20	19.5	15.4	79.2	19.3	14.9	77.2	0.2	0.5	2
17.21	18.7	14.3	76.6	18.3	14	76.6	0.4	0.3	0
17.22	18.9	14.7	77.7	18.2	14.1	77.5	0.7	0.6	0.2
17.23	19.3	15.3	79.3	19	15	78.9	0.3	0.3	0.4
17.24	20.4	15.7	76.9	19.9	14.9	74.9	0.5	0.8	2
17.25	18.2	14.5	79.7	17.8	14	78.6	0.4	0.5	1.1
17.26	17	14.2	83.5	16.6	13.8	83.1	0.4	0.4	0.4
17.27	18	13.3	73.6	17.6	13.1	74.5	0.4	0.2	- 0.9
17.28	18.6	13.5	72.5	18.2	13.1	72.2	0.4	0.4	0.3
17.29	18.4	15.4	83.4	18	14.7	81.7	0.4	0.7	1.7
17.30	19.5	15.7	80.5	19	15.1	79.2	0.5	0.6	1.3
17.31	18.7	15.1	80.7	17.8	14.1	79.92	0.9	1.	1.5
17.32	20.8	15.1	72.6	20.3	14.6	71.9	0.5	0.5	0.7
17.33	18.6	14.8	79.6	17.7	14	79.1	0.9	0.8	0.5

57 Cases

Difference 44.4

Mean difference of head-and Skullindex 0.78

Standard deviation  $\sigma = 0.695$

CRAIG (1911) calculates from data of DOUGLAS DERRY that for Egyptian material the headindex has to be multiplied with 0.976 to get the skullindex. So the reduction is for his material about 2 units. The divergent results depend on the great variability and the rather few observations and for this kind of inquiries also on personal equation.

For the determination of the capacity of the skull from the headmeasurements there are several methods. LEE (1901) gives formulae for this determination when the skulllength and the skullbreadth are only known. In the absence of the measurement of the height of the skull much stress may not be laid of course on such determinations.

To find the skullmeasurements 11 mm. have to be deducted from the headmeasurements in accordance with LEE (from observations of WELCKER). I use the statements of GLADSTONE (1905) which rest on many observations and find:

$L_m = 193.4 - 7.86 = 185.54$  mm.;  $B_m = 154 - 7.84 = 146.16$  mm.  
 $L_r = 183.6 - 7.32 = 176.28$  mm. and  $B_r = 148 - 7.43 = 140.57$  mm.

For  $C_m = 6.752 L + 11.421 B - 1434.06$ , the calculation gives  $C_m = 1488$  and for  $C_u = 13.555 L + 5.562 B - 1842.61$ ,  $C_m = 1485$  cm<sup>3</sup>.

For  $C_r = 7.884 L + 10.842 B - 1593.96$ , we find  $C_r = 1320$  and for  $C_r = 9.084 L + 7.21 B - 1288.10$ ,  $C_r = 1327$ . According to the formels of LEE for our material the mean capacity of the male skull is 1485 cm<sup>3</sup>. and for the female 1325 cm<sup>3</sup>.

MACDONELL (1901) making use of the same formula but diminishing the headmeasurements with 11 mm. to get the skullmeasurements, calculates the capacity of the skull of 3000 English criminals = 1378 and for 1000 Cambridge students = 1431 cm<sup>3</sup>. (see also PEARSON and LEWENZ 1903).

BOLK (1903) by aid of the experimental method, filling the skull with water, finds for the mean capacity of 255 Dutch skulls  $M = 1382.1$ ;  $Mod = 1400$ ; smallest capacity = 1025, largest capacity = 1796 (Skulllength, mod = 182 mm., skullbreadth mod = 142 mm).

Most of the persons that I have examined are inhabitants of the provinces Z.-Holland and Zeeland. I have gathered (tab. 13) the persons that are born in Zeeland and whose parents and grandparents are born in Zeeland too. The same I did for the islands of Z.-Holland and for Rotterdam. These are small numbers. The

material of Zeeland is not homogeneous (it contains f. i. a. family of Vlissingen, tab. C, fam 71a with a rather low index).

Table 13. Headindex.

INHABITANTS OF	M		F	
	Number	Index	Number	Index
Zeeland. . . . .	45	81.11	61	82.34
Islands of Z.-Holland. . . .	137	81.03	206	81.55
Rotterdam. . . . .	135	79.2	178	80.32
Z.-Beveland (Bolk 1908). . .	165	80.7		
Rotterdam (idem) . . . . .	129	78.2		

*Summary.*

1. The variability of the headindex with man is larger than with woman.
2. The index of the male is lower than of the female (resp. 80.4 and 81.04); of brothers lower than of sisters.
3. Among the low indices there are more males than females. Among the high indices there are more females than males.
4. The headlength of adult men is about 1 cm larger than of adult women (resp. 193,4 and 183,6 mm). For the headbreadth the difference is 6 mm (resp. 154 and 148 mm).
5. The variability of headlength and headbreadth is larger for the male than for the female.
6. With men and women the standarddeviation of headlength is larger than of headbreadth. The coefficient of variation of headlength is somewhat smaller than of headbreadth.
7. Probably the skew curve of frequency of distribution for the index fits better this and the Swedish large material than the normal curve does (in accordance with TOCHER).
8. The variability of the index of the Swedish material of 45000 recruits of RETZIUS and FÜRST is a little larger than of my Dutch material of adult men (resp. 3.08 and 2.985).
9. With advancing age the index slightly falls with about one unit. The growth of the head continues to about the 25th year.
10. The amount with which the headindex has to be diminished to get the skullindex is very variable and does not exceed 1.5 units.

## 2. THE INDEX CEPHALICUS.

JOHANNSEN (1907) has criticized the use by anthropologists of the headindex. He came to it by the study of variability from the shape of beans in pure lines. JOHANNSEN remarks, that the index of long heads is relatively lower than that of short heads and concludes that the indices may not be compared with each other without a correction. For the Swedish material of RETZIUS and FÜRST he gives an application of this consideration.

Before JOHANNSEN, BOAS had already found (1899) from a material of 239 Sioux Indians, that the heads which have absolutely the greatest lengths, have the lowest indices (p. 449). And JENNINGS (1908) finds in *Paramecium* (p. 501—503) that the index of length and breadth is in general smaller for large lengths than for small lengths.

I have made this inquiry for my material. Out of the tables 4 and 5 that give the headbreadth, the headlength and the indices for 935 adult men and for 1426 adult women (p. 494) are composed the tab. 14 and 15 (p. 512) that show how many cases of each index occur for different classes of headlength and of headbreadth. For each lengthclass and breadthclass the mean and the standarddeviation are calculated. It appears that for the male as well as for the female with a larger headlength the index decreases. For breadthclasses, with a larger headbreadth the index increases. For the same lengthclass women are more dolichocephalic than men; and for the same breadthclass more brachycephalic. As for the standarddeviation, we find that in general the standarddeviation for high indices is a little larger than for low indices. This interesting fact has found its explanation in another part of this investigation.<sup>1)</sup>

I have made these calculations also for the material of TOCHER (1906). TOCHER gives for the headlength and the headbreadth of 4436 male and 3951 female inmates of Scottish asylums similar tables as my tables 4 and 5; the indices are however not mentioned. I have inserted in these tables for headlength and headbreadth the indices and then composed the tables 16 and 17 (p. 514-7). We see a similar result as in the tables 14 and 15 from my material,

---

1) See *Genetica* III, p. 193—390; also separately MARTINUS NIJHOFF, the Hague 1921.



## Index and headlength. Index

Table 14.

	INDEX.																			
	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84
17																				1
17.5																				1 2 2 1
18																				1 3 4 3 10 1 7
18.5								1												1 1 3 4 3 10 1 7
19																				1 1 3 4 3 10 1 7
19.5																				1 1 3 4 3 10 1 7
20																				1 1 3 4 3 10 1 7
20.5																				1 1 3 4 3 10 1 7
21	1																			1 1 3 4 3 10 1 7
21.5																				1 1 3 4 3 10 1 7
Total	1							1	2	3	7	13	12	16	10	12	35	34	51	59

Table 15.

## Index and headlength. Index

	INDEX.																			
	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91
13.5	1																			
14																				
14.5																				
15																				
15.5																				
16																				
16.5																				
17																				
Total	1																			

## and headbreadth. 935 Men.

	INDEX.																			
	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100	101	102	103	104
17																				1
17.5																				1 2 2 1
18																				1 3 4 3 10 1 7
18.5																				1 1 3 4 3 10 1 7
19																				1 1 3 4 3 10 1 7
19.5																				1 1 3 4 3 10 1 7
20																				1 1 3 4 3 10 1 7
20.5																				1 1 3 4 3 10 1 7
21	1																			1 1 3 4 3 10 1 7
21.5																				1 1 3 4 3 10 1 7
Total	1																			1 1 3 4 3 10 1 7

## and headbreadth. 1426 Women.

	INDEX.																			
	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100	101	102	103	104
13.5	1																			
14																				
14.5																				
15																				
15.5																				
16																				
16.5																				
17																				
Total	1																			



## and headbreadth. 4436 males (Tocher)

## Index and headlength. Index

## INDEX.

	67	67 <sup>1</sup>	68	68 <sup>1</sup>	69	70	70 <sup>1</sup>	71	71 <sup>1</sup>	72	72 <sup>1</sup>	73	73 <sup>1</sup>	74	74 <sup>1</sup>	75	75 <sup>1</sup>	76	76 <sup>1</sup>	77	77 <sup>1</sup>	78	78 <sup>1</sup>
160																							
165																							
170																							
175																							
180																							
185																							
190																							
195																							
200																							
205																							
210																							
215																							
220																							
230																							
Total.	2	2	1	2	7	12	12	26	37	57	82	105	160	189	217	231	296	316	335	335	322	308	260

125	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
-----	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---

$\sigma$	79 <sup>o</sup>	80	80 <sup>o</sup>	81 <sup>o</sup>	82	82 <sup>o</sup>	83	83 <sup>o</sup>	84	84 <sup>o</sup>	85	85 <sup>o</sup>	86	86 <sup>o</sup>	87	87 <sup>o</sup>	88	88 <sup>o</sup>	89	89 <sup>o</sup>	Total.	M.	$\sigma$
																					1	(89.5)	
																			1				

	7	18	7	17	5	4	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
--	---	----	---	----	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	--

Table 17. Index and headlength. Index

	INDEX.																			
	69	69 <sup>3</sup>	70	70 <sup>3</sup>	71	71 <sup>3</sup>	72	72 <sup>3</sup>	73	73 <sup>3</sup>	74	74 <sup>3</sup>	75	75 <sup>3</sup>	76	76 <sup>3</sup>	77	77 <sup>3</sup>	78	78 <sup>3</sup>
150																				
155																				
160																				
165																				
170																				
175																				
180																				
185																				
190																				
195																				
200																				
205																				
Total	5	1	4	6	10	15	18	24	42	83	109	113	149	210	239	286	289	314	297	239
120																				
125																				
130																				
135																				
140																				
145																				
150																				
155																				
160																				
165																				
180																				
Total	5	1	4	6	10	15	18	24	42	83	109	113	149	210	239	286	289	314	297	239

BREADTH

and headbreadth. 3951 Females (Tocher).

	INDEX.																			
	69	69 <sup>3</sup>	70	70 <sup>3</sup>	71	71 <sup>3</sup>	72	72 <sup>3</sup>	73	73 <sup>3</sup>	74	74 <sup>3</sup>	75	75 <sup>3</sup>	76	76 <sup>3</sup>	77	77 <sup>3</sup>	78	78 <sup>3</sup>
150																				
155																				
160																				
165																				
170																				
175																				
180																				
185																				
190																				
195																				
200																				
205																				
Total	5	1	4	6	10	15	18	24	42	83	109	113	149	210	239	286	289	314	297	239
120																				
125																				
130																				
135																				
140																				
145																				
150																				
155																				
160																				
165																				
180																				
Total	5	1	4	6	10	15	18	24	42	83	109	113	149	210	239	286	289	314	297	239

but for the same length-, resp. breadth-class the Scottish material is more dolichocephalic than the Dutch.

From tab. 14—17 it appears that with increasing headlength, also the headbreadth regularly increases. But with increasing headlength, the headbreadth increases relatively less than the headlength (tab. 14)<sup>1)</sup>. This is the reason that with increasing headlength the index falls: for dolichocephaly cooperate larger length and smaller breadth.

In the same way we find for headbreadth that with increasing breadth, the headlength regularly increases. The index increases also. So with increasing headbreadth, the headlength increases relatively less than the headbreadth or with other words for brachycephaly larger breadth and smaller length cooperate (tab. 14).

In the index two influences are active: lengthening and narrowing for dolichocephaly, and enlarging and shortening for brachycephaly. So in grouping material according to lengthclasses we do not find (tab. 14 last two columns) for all classes the same mean index (f. i. in my material 80.1, the general mean index), because the influence of narrowing displays itself. And with breadthclasses the influence of shortening causes the increase of the headindex with increasing headbreadth. The cause of this result may be seen in the principle of compensational growth. Length and breadth are both factors of the capacity of the head. So we find as a tendency, that an increasing length is accompanied by a relatively narrowing, an increasing breadth by a relatively shortening of the head (See also p. 522).

TSCHÉPOURKOWSKY (1905, p. 286) remarks that we do not find between the lengths and the breadths of skulls in the same race a relation which is in accordance with the principle of compensational growth. I suppose that in the sense as is illustrated here, he will not deny, that it is valid (See also p. 522).

BOAS in his interesting paper on the cephalic index (1899) concludes, that, „among skulls belonging to the same type, the correlation between length and breadth is not an expression of a biological relation between the two measurements, but an effect

1) For tab. 14 the mean breadth, resp. length has been calculated from the mean index of each length-resp. breadthclass. Also for the general mean index.

of the changes which both undergo when the capacity of the skull increases or decreases”.

For the same length-, resp. breadthclass the Scottish material is more dolichocephalic than the Dutch. From the results of BOAS it appears that for the same length- or breadthclass the Indian material is a little less dolichocephalic than the Dutch and the Scottish. Herein the headindex manifests itself as a race-character.

Similar results have striked ORENSTEEN (1921). He writes (p. 17) „the coefficients of correlation resulting from the length and the breadth of the head vary much from one race to another. The significance of this variability is suggestive and the writer accordingly undertook another investigation.”

As results of grouping the material in lengthclasses, resp. in breadthclasses we find:

1. With men and with women a long head is relatively more dolichocephalic than a short head.

2. A broad head is relatively more brachycephalic than a narrow head. 1 and 2 follow from the principle of compensational growth.

3. In the same lengthclass women are more dolichocephalic than men.

4. In the same breadthclass women are more brachycephalic than men. 3 and 4 are a sex-character.

5. The differences between the indices are in the breadthclasses larger than in the lengthclasses.

6. In the same length- resp. breadthclass Scottish people are more dolichocephalic than Dutch, Indian more brachycephalic. This difference is a race-character.

That, as JOHANNSEN says, indices may not without more be compared with each other is evident from the above conclusions. So for our material we found that the index of the female is a little higher than of the male (p. 492). From the tables 14—17 it appears that this may follow from the small headlength of the female (p. 518), for in the same lengthclass the headform of woman is somewhat more dolichocephalic than of man. The same was found by JOHANNSEN for the Swedish and for old Egyptian material. So, comparing indices, it is necessary to know also the length of the head.

JOHANNSEN would like to introduce a correction by accepting a definite length as a normal length and consequently one index as a normal index. To a given index one adds, or subtracts from it, the difference of the class-index and the normal index.

JOHANNSEN will correct the index by starting from the length. Now we find for breadthclasses analogous but inverted relations as with lengthclasses. When dealing with indices we have to consider this too. F. i. we found that the female is a little more brachycephalic than the male, but considering the lengthclasses it appeared that for the same lengthclasses the female is a little more dolichocephalic than the male and we remarked that the first mentioned difference might result from the small headlength; the smaller lengthclasses being more brachycephalic than the larger ones. Now we find that for the same breadthclasses the female is

Table 18.

Head length	HEAD INDEX				Head breadth	HEAD INDEX				L and Ind.		Band Ind.
	my material		TOCHER's mat.			my material		TOCHER's mat.		F < M		F > M
	M	F	M	F		M	F	M	F	m m	T m	m m
150				(85.5)	120				(71)			
155				(80)	125				(76.5)	74		
160			(89.5)	(81.5)	130				71.3	75.18		3 88
165		86.83	87.3	83	135	71.83	76.44	73.69	75.05		4.3	4.61 1.36
170	(77.5)	83.98	80.8	81	140	75.75	78.35	75.03	76 54	-0.2	2.6	1.51
175	81.63	82.80	80.67	80.38	145	77.13	79.6	75.87	77.91	-1.17	0.29	2.47 2.03
180	82.85	81.72	80.05	79.15	150	78.25	81.3	77.05	79.18	1.13	0.9	3.05 2.13
185	81.73	80.25	79.64	78.32	155	80.0	82.75	78.38	80.22	1.48	1.32	2.75 1.84
190	80.3	79 02	78.5	77.25	160	81.37	83.5	79.84	82.36	1.28	1.25	2.13 2.52
195	79.05	78.17	77.63	76.18	165	82.33	83.9	80.85	83.5	0.88	1.45	1.57 2.65
200	78.34	78.2	76.59	75.36	170	86.25		82.1		0.32	1.23	
205	77.2	(77)	75.78	76.15	175			(84)			-0.37	
210	75.58		75.18		180				86			
215	(73.5)		74.32		185							
220			72.8		190							
225					195			(85)				
230			(85)									
mean index	79.65	80.64	77.52	77.94	mean index	79.65	80.64	77.52	77.94			

M = male, F = female; m m = my material, T m = TOCHER's material

more brachycephalic than the male and it appears that this difference is larger than the difference for the same lengthclasses. (tab. 18). So the head of the female is relatively shorter than that of the male and the head of the male is relatively wider than that of the female; the first difference is larger than the second. From this, it proceeds that the index of the female is, for my material, more brachycephalic than for the male. We see the same for the Scottish material of TOCHER (p. 514-517).

Our result is that as to sex the head of the female is relatively narrower and shorter than the male — the first difference being smaller than the second — in my Dutch and in TOCHER's Scottish material; therefore the head of the female is a little more brachycephalic than that of the male. And as to race the head is relatively narrower and longer in TOCHER's Scottish than in my Dutch material; so the index is much more dolichocephalic in the Scottish than in the Dutch material.

We have found that there are several influences that determine the index. We may introduce a normal index, but we shall often want to know (f. i. with inquiries of heredity) the different analytical moments of it (influence of sex, of headlength, of headbreadth, of stature, of age). It remains to be investigated if these relations occur in the same way in other races.

The correlation of headlength and headbreadth; of headlength, resp. headbreadth and headindex (tab. 19) I have calculated by means of the formel of BRAVAIS according to the indications of JOHANNSEN (1913, p. 309). These results affirm the results of our calculations (p. 511) about the relation of headlength, resp. headbreadth and index: we find that the correlation of headlength and index is negative and of headbreadth and index positive. And the positive correlation of headbreadth and index is somewhat larger than the negative one of headlength and index. In my material we also observe that the females are somewhat more highly correlated than the males. Similar results were got by MACDONELL (1904, p. 239 and tab. 20 p. 524)



Table 19. Coefficients of Correlation.

	M.	F.
L and B	0.413	0.416
L and I	-0.34	-0.525
B and I	0.532	0.567

TSCHEPOURKOWSKY (1905) finds interracially the correlation of skulllength and -breadth negative (tab. 1,  $r = -.321$ ). If we pass from one race to another, TSCHEPOURKOWSKY remarks, we find that with the growth of length there is a decrease of breadth and vice versa. PEARSON (1903, p. 355) finds for maximum length and -breadth of living head the interracial results  $M_L = 184.64$   $M_B = 140.0$  and  $r_{LB} = -.2917$ . He concludes that a principle of compensation applies. A longheaded race is likely to be a narrow-headed race and a broadheaded race a shortheaded race. This conclusion, he adds, is essentially interracial, not intraracial. The longheaded individual within the race, PEARSON continues, is likely also to be relatively broad, i. e. individuals within the race tend to have generally big or generally small heads. The principle of compensation only applies when we compare the mean lengths and -breadths of different races.

As I have shown (p. 511) intraracially the principle of compensation applies too: grouping the headmeasurements according to, lengthclasses, resp. breadthclasses we find that a long-headed length-class is relatively narrow-headed and vice versa. So with this restriction it applies that a longheaded individual is broad-headed too: there is a positive correlation between headlength and headbreadth, but for different lengthclasses there is a negative correlation between headlength and headindex and a positive correlation between headbreadth and index.

There is a slight negative correlation between stature and cranial index (SCHUSTER, 1911 finds  $r = -.13$ ; see also CRAIG 1911, PEARSON 1911, p. 68 note).

As for the correlation of capacity and index (capacity and L, see MACDONELL 1904) LEE (1901, p. 231) finds for skulls of the Aino race, that is dolichocephalic, a negative correlation between

capacity and index and for German brachycephalic skulls the same author finds a positive correlation. MACDONELL (1904, p. 374) calculates for his English dolichocephalic skulls a coefficient of correlation, that shows that there is no sensible correlation between capacity and index ( $r = -.02$ ). PEARSON (1904 p. 374) publishes a table that shows that the relationship between capacity and index is slight and irregular. He states in accordance with LEE that the correlation of capacity and index is negative for dolichocephalic races and positive for brachycephalic races.

In a dolichocephalic race (LEE's Aino skulls) the larger heads are consequently more dolichocephalic (have a lower index). The greater capacity is reached by augmenting the length and we know (p. 512., tab. 14 and 15) that a greater length is connected with a relatively smaller breadth and consequently with a lower index.

In a brachycephalic race (LEE's Bavarian skulls) the larger heads are more brachycephalic. Here the greater capacity is reached by augmenting the breadth and we have seen, that a greater breadth is connected with a relatively smaller length and consequently with a higher index.

Grouping material of a dolichocephalic, resp. a brachycephalic races we shall always find of course that grouping according to lengthclasses the index decreases and grouping according to breadthclasses the index increases.

Finally tab. 20 (p. 052) makes it possible to compare my results with those of others, that have reported on cranial material in a standardised form.

As has been said at the beginning of this communication (p. 481) my investigation respecting the heredity of the shape of head led me to a further analysis of the index cephalicus.

As a result of the correlation-investigation (p. 511 and p. 521) it appears that, if the breadth of head grows larger, also the length of head will generally increase, but in a less degree. Now it is the question what is the correlated height of head in this case. I performed this investigation for the material of TOCHER.

As for the material of men, we find for the height-length index that, with an increasing length the index will fall, and with an increasing height it will rise (tab. 21 and 22).

We also find for the height-breadth index that, with an increasing

Table 20.

## Variation and correlated cranial characters.

Race	Authorities	No. of Heads	Age	LENGTH.		BREADTH.		INDEX.		CORRELATION.	
				Mean.	Standard deviation.	Mean.	Standard deviation.	Mean.	Standard deviation.	L. and B.	L. and Ind. B. and Ind.
Japan Aino	PEARSON (1911), FAWCETT (1901)	S. 87	adult 185.5	5.94		141.2	2.80	76.5	2.41	.432 ± .059	
Egypt Nagada	FAWCETT (1901)	S. 139	adult 185.13	5.75 ± .23		134.97	2.80 ± .19	72.99 ± .17	2.80 ± .12	.364 ± .030	-.551 ± .041
— Modern Criminals	CHAM (1911), OKEN- STERN (1915)	H. 800	30-70 180.52 ± .14	5.90 ± .10		144.41	2.77 ± .08	75.82 ± .07	2.81 ± .06	.364 ± .030	
Cairo born Egypt	OKENSTERN (1921)	H. 1000	18-70 185.41 ± .13	6.16 ± .09		143.94	2.86 ± .06	75.65 ± .06	2.95 (2.99 ± .044)	.345 ± .018	
Engl Oxford Stud.	MACDONELL (1901)	H. 957	18-30 186.05	6.23		153.84	2.82	78.03	2.82		
— Whitechapel	SCHUSTER (1911)	S. 130	adult 189.06	6.27 ± .25		140.67	2.88 ± .22	74.34 ± .19	3.20 ± .14	.340 ± .055	-.547 ± .041
— Moorfields	MACDONELL (1906)	S. 44	adult 189.16	5.86 ± .40		145.09	2.81 ± .07	75.08 ± .52	3.37 ± .37	.405 ± .010	
— Criminals	MACDONELL (1901)	H. 3000	adult 191.66	6.06 ± .08		140.42	2.81 ± .04	76.54	2.79		
Scottish Criminals	MACDONELL (1906)	H. 432	18-184.8 ± .17	5.75 ± .12		143.2	2.79 ± .10	75.8	2.79		
Inmates of Scott's Jail	TOUCHER (1907)	H. 432	adult 186.6	5.77 ± .06		143.2	2.79 ± .04	77.6	2.72	.351 ± .03	
German, Bavarian	RANKER, LEE (1901)	S. 100	adult 180.0	6.088		140.6	2.86	83.41 (83.5)	2.88 (3.80)	.485 ± .036	
Swedish recruits	RETZIUS and FÜRST (1904)	H. 1491	18-19 182.9 ± .017	5.567 ± .013		141	2.16 ± .007	75.86 ± .014	3.08 ± .01	4.06 ± .09	
Modern Dutch	FRETS (1906-20)	H. 933	30-60 183.4 ± .14	6.38 ± .10		144	2.86 ± .09	79.65 ± .087	2.96 ± .07	.413 ± .027	-.34 ± .039
Moriori	THOMSON (1915)	S. 66	adult 196.56			141.74		76.16			
Burma	TILDENLEY (1921)	S. 44	adult 173.5			143.7		82.9			
FEMALE											
Japan Aino	PEARSON a o.	S. 65	adult 173.2	5.45		131.6	2.86	77.6	2.54	.376 ± .073	
Egypt Nagada	FAWCETT	S. 185	adult 177.47 ± .28	5.57 ± .20		133.60	2.85 ± .16	74.19 ± .16	3.12	.148 ± .049	
White Chapel English	MACDONELL	S. 130	adult 180.86 ± .35	6.32 ± .35		134.65	2.77 ± .19	74.73 ± .18	2.98	.360 ± .052	-.541 ± .042
Moorfields English	MACDONELL	S. 60	adult 183.56 ± .51	6.05 ± .36		137.60	2.83 ± .22	75.08 ± .21	2.56	.314 ± .20	.619 ± .055
Inn. of Scottish Asyl	TOUCHER	H. 3026	adult 186.5 ± .07	6.04 ± .05		144.3	2.81 ± .04	76.0 ± .03	2.67	.345 ± .03	
German Bavarian	RANKER a o	S. 100	adult 173.5	6.20		141.4	2.89	83.1	2.97	.486 ± .052	
Modern Dutch	FRETS	H. 1491	30-40 185.6 ± .1	6.43 ± .07		143.7	2.88 ± .06	77.16	2.81	.340 ± .04	
Moriori	THOMSON (1915)	S. 32	adult 177.66			137.09		77.16			
Burma	TILDENLEY (1921)	S. 38	adult 166.6			136.0		83.1		.535 ± .019	.567 ± .018

1) Calculated by Macdonell (1904).

2) Adult male Egyptians accused of crime.

3) Calculated from the mean headlength and the mean headbreadth.

4) Cit. from Pearson in Schuster (1911, p. 49).

5) Standard deviation is calculated by me.

6) A very small series of crania (Macdonell 1906, p. 103).

7) These values are small, comprehensible from the series of numbers of the classes for headlength and headbreadth (Retzius and Fürst p. 112, 114).



Table 21.

Height-length index  $\frac{100H}{L}$  and headlength. 4422 males. (TOCHER).

Length	N.	H, L Index	$\sigma$	mean Height
175	23	72.78	3.30	127.75
180	100	72.5	3.14	130.50
185	361	71.88	2.56	132.83
190	934	70.95	2.82	134.71
195	1312	70.05	2.63	136.7
200	1073	69.05	2.73	138.2
205	464	68.18	2.55	140.1
210	136	67	2.71	140.7
215	19	67.13	2.77	144.7
mean index		70.02	2.90	

Table 22.

Height-length index  $\frac{100H}{L}$  and headheight. 4436 males. (TOCHER).

Height	N.	H, L Index	$\sigma$	mean Length
115	3	65.83		174.7
120	27	65.06		184.3
125	170	66.66	2.25	189
130	785	67.81	2.25	191.7
135	1566	69.29	2.21	194.7
140	1232	70.95	2.26	197.3
145	472	72.56	2.31	199.8
150	125	75.12	2.35	199.7
155	45	76.73	2.77	202
160	10	77.1		207.7
165	1	72.5		227

breadth the index will fall and with an increasing height it will rise (tab. 23 and 24).

We have also determined the index for different headcapacity-classes. To express the capacity of head we assume the sum of the dimensions of head  $L + B + H$ . For part of the material of

men (asylums I—XII) we find (tab. 25), that the index  $\left(\frac{100 B}{L}\right)$  for

Table 23.

Height-breadth index  $100 H/B$  and headbreadth. 4436 males. (TOCHER).

Breadth	N.	H, B index	$\sigma$	mean height
125	1	94.5		118.13
130	10	95.5		124.15
135	26	94.54		127.63
140	193	93.82	4.045	131.35
145	760	92.50	3.60	134.13
150	1543	90.93	3.56	136.39
155	1306	89.22	3.45	138.29
160	497	87.65	3.55	140.24
165	87	85.74	3.85	141.47
170	11	86.05		146.29
175	1	81		141.75
194	1	85		164.9

Table 24.

Height-breadth index  $\frac{100 H}{B}$  and headheight. 4404 males (TOCHER).

Height	N.	H, B index	$\sigma$	mean breadth
120	27	86.4	3.54	140
125	155	86.23	3.32	145.5
130	787	87.45	3.68	148
135	1566	89.45	3.0	151
140	1231	91.64	3.0	152.5
145	470	93.82	3.19	154
150	123	96.83	3.29	155.1
155	45	98.62	3.75	158

different head capacity-classes differs only little and corresponds with the mean index of the material.

Moreover we have calculated for this material the correlation-coefficient of  $(L + B + H)$  and cephalic index and find  $r = -0.036$ . For 1982 females of TOCHER's material (p. 531) we found  $r = -0.0235$ .

In accordance with MACDONELL (p. 523) we find that for the Scottish material of TOCHER there is no sensible correlation between capacity and index.

Table 25. Index and  $L + B + H$ . 2459 males (TOCHER).

$L + B + H$	N.	Index $\frac{100B}{L}$	$\sigma$	$L + B + H$	N.	Ind	$\sigma$
410	1	79		490	313	77.64	2.87
425	1	85.5		495	260	77.22	2.60
430	2	75		500	160	77.35	3.31
435	3	74.5		505	100	77.9	2.75
440	10	80		510	43	77.54	2.54
445	7	77.36		515	10	76.15	
450	20	76.43	3	520	14	78.25	
455	46	77.93	3.71	525	5	79.5	
460	81	77.58	2.58	530	3	73.6	
465	139	77.75	2.62	535	1	80.5	
470	230	77.63	2.86	580	1		
475	277	77.42	2.68	585	1		
480	357	77.82	2.79	mean index		77.58	
485	376	77.68	2.90	mean $\sigma$		2.83	

From this it also appears that the fact that woman has a lower mean index than man, may not be attributed to the female's head being smaller than that of the male (p. 519 and p. 522).

Moreover we have still made another calculation. If there are two ways in which compensational growth is efficient for each of the dimensions of head, so, for instance, with an increasing breadth by a decrease of length, and by a decrease of height, it is possible that for large heads one way, and for small heads the other way is more efficient.

In the first case the correlation of  $L$  and  $B$  will be smaller then, than in the second.

Therefore we classified into 3 groups that part of the material of TOCHER for which we have calculated  $L + B + H$ , viz of small, middle-sized, and large heads and for these different headcapacity-classes we have calculated the correlation of  $L$  and  $B$ . The results are shown in tab. 26.

Just as in tab. 25 we see that the mean index of the different

Table 26. Correlation coefficients of L and B for large, average and small heads. 1561 males. (TOCHER).

L + B + H in m m	N	M <sub>l</sub> in m m	M <sub>b</sub> in m m	Ind.	$\sigma_l$	$\sigma_b$	r
425—450	30	178.47	138.03	77.34	5.9	3.55	— 0.4616
451—460	92	184.2	143.23	77.75	4.03	3.59	— 0.498
461—470	299	188.4	146.34	77.67	3.87	3.41	— 0.317
479—488	720	195.45	151.97	77.75	3.93	3.55	— 0.3782
496—505	307	202.37	156.54	77.35	4.47	3.76	— 0.2011
506—515	86	205.37	159.62	77.72	4.41	3.32	— 0.0788
516—535	27	210.59	163.33	77.56	5.06	4.41	— 0.2435

mean index of the whole material Ind. — 77.58.

capacity-classes is always about the same. The standard deviation for the length is greater than for the breadth (p. 491); for the length it is rather irregular.

As for the correlation coefficient of L and B, this is negative for all capacity-classes. The correlation-coefficient of length and breadth for some arbitrary material is positive (p. 519, tab. 20, p. 524) because there the increasing length in the first place points to growing capacity, and the length as well as the breadth of heads of a growing capacity increase.

For the material of tab. 26 the influence of the growing capacity has been eliminated.

As for the value of the correlation coefficients for the different capacity-classes of the heads, we see that of the large heads (L + B + H = 496 to 535 m m) the correlation coefficient is less strong negative than for the small heads (L + B + H = 425 to 470 mm). The correlation coefficient of the middle-sized heads (L + B + H = 479 to 488 mm) lies between that for the large and small heads. The same we found (tab. 27) for 1970 females of TOCHER's material (Asylums XII—XXII).

I find further for small heads a larger variability of the indices than for great heads (tab. 28).

From this result we learn that, of small heads an increase of the breadth of head is especially accompanied with a decrease of the length, and less with a decrease of the height, and of large heads



Table 27.

Correlation coefficients of L and B for different large heads.  
1977 females: TOCHER.

L + B + H in m m	N	L	B	Ind.	$\sigma_l$	$\sigma_b$	r
383—420	8	(164.75)	(129.12)	(78.37)			
421—430	17	173.06	134.65	77.8	(2.3)	(3.55)	
431—440	53	177.06	136.57	77.1	3.41	3.75	(-0.102)
441—450	221	179.88	140.29	77.98	3.58	3.42	-0.325
451—460	511	183.64	143.01	77.87	3.68	3.14	-0.303
461—470	618	187.25	145.81	77.86	3.54	3.32	-0.23
471—480	391	191.06	148.25	77.59	3.82	3.28	-0.255
481—490	129	194.84	151.22	77.61	3.63	3.21	-0.173
491—504	29	197.72	153.76	77.77	(3.28)	(3.62)	(-0.160)

mean index of the whole material I = 77.80.

Tab. 28. Variability of the indices for different headcapacityclasses.  
Part of the material of TOCHER.

Head classes L + B + H	Males.			Females.		
	N	Ind	$\sigma$	N	Ind.	$\sigma$
431—440				52	77.18	2.72
441—450	22	77.59	4.09	223	78.07	2.83
451—460	96	77.76	3.09	513	77.88	2.64
461—470	302	77.62	2.83	620	77.84	2.55
471—480	608	77.6	2.74	392	77.6	2.60
481—490	698	77.74	2.87	119	77.6	2.67
491—500	498	77.18	2.70	25	77.48	2.48
501—510	178	77.7	2.67			
511—520	23	77.18	2.43			

TOCHER found for the entire material, for the males I = 77.6,  $\sigma$  = 2.72, L + B + H = 483.7, and for the females I = 78.0,  $\sigma$  = 2.67, L + B + H = 462.8.

an increase of the breadth of head is not so much accompanied with a decrease of the length and more with a decrease of the height.

So the factor of compensational growth is for large heads otherwise efficient than for small heads.

From the fact that for headcapacity-classes the mean index is the same, it appears that with the cases of growing broader and

shorter (high index) equally occur the cases of growing narrower and longer (low index).

These findings enhance, as I consider it, the significance of the index cephalicus and must effect that for other material<sup>1)</sup> similar computations are done.

The results of inquiries with the index cephalicus are often not clear, so that the investigator hesitates about the value of it. BENNINGTON and PEARSON write (1911, p. 306): „It would seem unusual to pass over the discussion of the cephalic indices and yet it is doubtful how far they are really indicative for important racial differences. Thus the „Gaboons 1864” males and the Zulus differ but slightly in the height-length index, but the value in one case is produced by the head being unusually short and in the other case by its being abnormally high, relatively, to the majority of human races”. They accept the index 100  $(B - H) L$  and call it the acroplatic index. I hope that my results will aid to simplify our conceptions of the index cephalicus.

To conclude, the index cephalicus is a characteristic of which a racial and a sexual element is the basis and of which alterations take place according to the rule of compensational growth, in its effect varying for different capacities of head.

This experience that a lower index is accompanied with a larger length of head (BOAS, JOHANNSEN), expresses only part of the effect of the rule of compensational growth. The complete rule is: alterations of the form of head take place by an increase or decrease of each of the three dimensions of head in a correlated proportion.

An increase of breadth is accompanied with a decrease of length and of height; a decrease of breadth on the other hand with an increase of the length and of the height.

These effects of the compensational growth are not always the same: in the case of large heads, with an increase of breadth more a growing lower than a growing shorter is accompanied and in the case of small heads on the other hand more a growing shorter than a growing lower.

1) For this study comes in the first place into consideration the material that in *Biometrika* was published of LEE (1901), FAWCETT (1902) MACDONELL (1904, 1905) and other contributors up to 1921.

## LITERATURE.

1911. R. CREWDSON BENNINGTON and K. PEARSON. A study of the Negro Skull. *Biom.* VIII, p. 300.
1899. F. BOAS. The cephalic index. *American Anthropologist*. Vol. I, p. 448.
1903. L. BOLK. *Kraniologische Untersuchungen holländischer Schädel* Zeitschr. f. Morph. und Anthr. Bd. 5. S. 135.
1908. L. BOLK. De bevolking van Nederland in hare anthropologische samenstelling. p. 124—189. in J. H. GALLÉE. *Het Boerenhuis in Nederland en, zijn bewoners*. Utrecht. Oosthoek.
1911. J. I. CRAIG. Anthropometry of Modern Egypt. *Biom.* V. 8. p. 66—78.
1899. C. B. DAVENPORT. *Statistical Methods, with special reference to Biological Variation*. New-York.
1900. J. DENIKER. *Les races et les peuples de la terre*. Paris.
1901. W. P. ELDERTON. Tables for testing the goodness of fit of theory to observation. *Biom.* V. 1, p. 155.
1902. FAWCETT and LEE. A second study of the variation and correlation of the human skull, with special reference to the Naqada Crania. *Biom.* V. 1. p. 408—468.
1917. G. P. FRETS. On mendelian segregation with the Heredity of Head-form in Man. *Proc. K. Akad. v. Wetensch. Amsterdam* Vol XX, p. 435 and 865.
1921. G. P. FRETS. Heredity of Headform in Man. *Genetica* III. MART. NIJHOFF. The Hague.
1889. F. GALTON. *Natural Inheritance*. London.
1906. F. GALTON. Grades and deviates. *Biom.* V, p. 400.
1905. R. J. GLADSTONE. A study of the relations of the brain to the size of the head. *Biometrika* IV, p. 105.
1908. H. S. JENNINGS. Heredity, Variation and Evolution in Protozoa. II Heredity and Variation of Size and Form in Paramecium, etc, *Proc. Amer. Phil. Soc. Philadelphia*. V. 47, p. 393.
1907. W. JOHANNSEN. Ueber Dolichocephalie und Brachycephalie. Zur Kritik der Index-Angabe *Arch. f. Rassen- und Gesellschafts, biologie*. 4. Jhrg. S 171 — S 188.
1913. W. JOHANNSEN. *Elemente der exakten Erblchkeitslehre*. Jena. G. FISCHER.
1922. J. KAUP. *Konstitution und Umwelt im Lehrlingsalter* Lehmann. München.
1901. A. LEE. A first study of the correlation of the human skull. *Phil. Trans* V. 196 A. p. 225.
1901. W. R. MACDONELL. On criminal anthropometry and the identification of criminals. *Biom.* I. p. 177.
1904. W. R. MACDONELL. A study of the Variation and correlation of the human skull with spec. ref. to Engl. Crania. *Biom.* III, p. 19.

1906. W. R. MACDONELL. A second study of the English Skull. (Moorfields English) *Biometrika* V. 5. p. 86.
1915. M. M. ORENSTEEN. Correlation of Anthropometrical Measurements in Cairo born Natives. *Biom.* XI p. 67.
1921. M. M. ORENSTEEN. Correlation of cephalic measurements in Egyptian born natives. *Biometrika* XIII, p. 17.
1905. R. PEARL. Variation and correlation in brainweight. *Biom.* IV p. 13.
1896. K. PEARSON. II Skew Variation in homogeneous Material. *Philos. Transact.* Vol 186 A. p. 343.
1897. K. PEARSON. III. Regression, Heredity and Panmixia. *Phil. Trans.* Vol. 187 A. p. 253.
1897. K. PEARSON. The Chances of Death. London. p. 256. Variation in Man and Woman.
1900. K. PEARSON. On the criterion that a given System of deviations from the probable in the case of a correlated systems of variables is such that it can be reasonably supposed to have arisen from random sampling. *Philosophical Magazine* p. 157—175. Vol. 50.
1901. K. PEARSON. On the systematic fitting of curves to observations and measurements. Part I. *Biom* I p. 265. Part. II *Biom.* II p. 1.
1901. K. PEARSON. On the correlation of Characters not quantitatively measurable. *Phil. Trans.* V. 195 A. p. 1.
- K. PEARSON. On the Inheritance of characters not capable of exact. quantitative Measurement. On the Inheritance of Coat Color in horses. On the Inheritance of eyecolor in Man. *Phil. Trans.* Vol 195 A. p. 79.
1901. K. PEARSON. On the principle of homotyposis etc. *Phil. Trans.* V 197. A. p. 285.
- K. PEARSON. Supplement to a Memoir on skew variation. *Phil. Trans.* V. 197 A. p. 443.
1902. K. PEARSON On the mathematical theory of errors of judgement with special reference to the personal equation. *Phil. Trans.* Vol. 198. p. 235.
1903. K. PEARSON. Craniological Notes. I—III. *Biometrika* II. p. 338—356.
1903. M. A. LEWENZ and K. PEARSON. On the measurement of Internal Capacity from cranial Circumferences. *Biom.* III. p. 366.
1901. W. PFITZNER. *Soz. anthrop. Studien* I. Der Einfluss des Lebensalters auf die anthropologischen Charaktere. S. 356. *Zeitschr. f. Morph. und Anthropol.* Bd. 3.
1845. A. QUÉTELET. *Lettres sur la théorie des probabilités*, etc. Bruxelles.
1871. A. QUÉTELET. *Anthropométrie*. Bruxelles.
1904. RANKE, K. E. and GREINER. Das Fehlergesetz und seine Verallgemeinerungen durch FECHNER und PEARSON in ihrer Tragweite für die Anthropologie. *Arch. f. Anthropol.* N. F. Bd. 2. S. 295.
1864. A. RETZIUS. *Ethnologische Schriften*. Stockholm.
1902. G. RETZIUS u. C. M. FÜRST *Anthropologia suecica*. Stockholm.
1911. E. SCHUSTER. First Results from the Oxford Anthropometric Laboratory. *Biometrika*. V. 8. p. 40—52.

1915. E. Y. THOMSON. A study of the crania of the Moriori. *Biometrika* XI. p. 82.
1921. M. L. TILDESLEY. A first study of the Burmese skull. *Biometrika* XIII, p. 176.
1906. J. F. TOCHER. The anthropometric characteristics of the inmates of asylums in Scotland. *Biometrika*. V. 5. p. 291. With supplement.
1905. E. TSCHÉFOURKOWSKY. Contributions to the study of interracial correlation. *Biom.* IV. p. 286.
1903. E. TSCHÉFOURKOWSKY. *Corr. bl. d. D. Anthr. Ges.* N. 12, 1903 (*Arch. f. Anthr.* V.)
1905. WALCHER. Ueb. die Entstehung von Brachy- und Dolichokephalie durch willkürliche Beeinflussung des Kindlichen Schädels. *Arch. f. Anthrop. Ethn. u. Urgesch.* Bd. 36.
1908. S. WEISSENBERG. Das Wachstum des Kopfes und des Gesichtes. *Jhrb. f. Kinderheilk.* Bd. 68. S. 304.
1862. H. WELCKER. Untersuchungen über Wachstum und Bau des menschlichen Schädels. Leipzig. W. ENGELMANN.
1912. G. U. YULE. An introduction to the theory of statistics. London 1912. 2nd Edition.

*Het Comité te Brünn ter herdenking van den  
Honderdsten Geboortedag van Mendel betuigt aan de  
Nederlandsche genetici zijn dank voor hunne bijdragen.*

*Namens het Comité*

*Dr. H. Iltis, Secretaris  
Brünn.*

## BOEKBESPREKING.

BLUHM. A., 1921. Ueber einen Fall experimenteller Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses bei Säugetieren (Sitzungsber. preuss. Akad. Wissensch. 1921. XXXIV. p. 549—556).

Onder vermindering van alle denkbare foutenbronnen heeft Frl. BLUHM nagegaan, in hoeverre alcohol-toediening aan het mannelijke dier van invloed is op de verhouding tusschen beide sexen in het nageslacht. Het gebruikte materiaal bestond uit muizen, waarvan de mannetjes om den anderen dag met 0.2 cM. 20 % alcohol onder de rughuid ingespoten werden. Allereerst moest nu het normale percentage van mannelijke nakomelingen bepaald worden en om te controleeren, of geen jongen door de moeder opgevreten waren, werden de zwangere wijfjes geregeld gewogen en ook na de geboorte met de jongen samen gewogen. Zoo kon ongeveer bepaald worden, in hoeverre de worp nog volledig was. In deze normale volledige worpen werd een geslachtsverhouding gevonden van 79.36 m. en 100 w., dus opvallend weinig mannetjes. In de normale onvolledige worpen was het aantal mannetjes relatief grooter (88 m: 63 w. of met de vorige samen 85.69 m: 100 w.).

De nakomelingschappen van gealcoholiseerde mannetjes toonden nu een belangrijke wijziging: de verhouding keerde volkomen om en werd in volledige worpen tot 122.14: 100. Bovendien waren in de onvolledige worpen 24 m.: 11 w., waardoor met deze meegerekend de verhouding werd 114.44 m.: 100 w.

Als derde reeks van proefdieren werden zgn. 'abstinente vaders' gebruikt, d. w. z. muizen, die aanvankelijk gealcoholiseerd, maar later weer alcoholvrij gehouden waren. Nu daalde het verhoudingsgetal weer ongeveer tot het normale.

Alles samengenomen, komt Frl. BLUHM op grond van haar proefnemingen tot deze conclusies: Bij het vaststellen der geslachtsverhouding bij knaagdieren moet rekening gehouden worden met de volledigheid der worpen. Het natuurlijke verhoudingsgetal der

beide geslachten van de witte muis is in vergelijking met andere zoogdieren zeer laag voor het mannetje. Sterke acute alcoholvergiftiging van het mannetje heeft aanzienlijke verschuiving van de geslachtsverhouding ten gunste van het mannetje tengevolge, vermoedelijk dus als gevolg van een verschillend gedrag van mannetjes- en wijfjes-bepalende spermatozoën tegenover alcohol. Dit verschillend gedrag is hoogstwaarschijnlijk gelegen in een ongelijke vermindering van bewegelijkheid der beide spermatozoëntypen door de narcotiseerende werking der alcohol; het hangt vermoedelijk samen met een verschil in chromatine-gehalte, wat dus in de aanwezigheid van een heterochromosoom kan berusten.

Het zal wel de moeite waard zijn, deze eerste onderzoeken over dit ongetwijfeld zeer interessante probleem door meer andere te versterken; hun resultaten zijn m. i. wel zeer overtuigend, maar toch is bevestiging met ander materiaal nog gewenst. En bijzonder belangwekkend zou het zijn langs dezen weg met vlinders of met hoenders te werken, waar het wijfje als heterozygoot beschouwd wordt en dus alcoholvergiftiging van het mannetje hier *geen* invloed mag hebben.

SIRKS.

LUNDEGÅRDH, H., 1922. Zelle und Cytoplasma (Band I van LINSBAUERS Handbuch der Pflanzenanatomie. Berlin, Borntraeger, 1922. 402 pp. 193 figg.).

Van het door LINSBAUER op grootsche manier opgezette Handbuch der Pflanzenanatomie is als eerste band thans volledig geworden de behandeling van cel en cytoplasma van de hand van LUNDEGÅRDH. En daarmee is de reeks van monografiën op uitnemende wijze geopend.

Een voor dengene, die iets voor den historischen kant van het vak voelt, uiterst aantrekkelijk geschreven inleiding geeft een overzicht van de ontwikkeling van anatomie en cytologie sedert HOOKE's Micrographia en het werk van GREW en MALPIGHI. Aanvankelijk was het geheel één probleem; anatomie en cytologie één onderzoeksgebied. De erkenning van de cel als eenheid van organisatie bracht daarin verandering; het onderzoek van de cel als zoodanig, vanaf haar geboorte tot haar staat van zelf-volwassen



zijn, werd een nieuw gebied en werd afgescheiden als cytologie van de eigenlijke anatomie, die meer tot de weefselleer beperkt werd. Hoe de opvattingen over de cel en het cytoplasma zich gewijzigd hebben, hoe fouten begaan zijn en hoe geniale ontdekkingen verricht zijn, daarvan geeft deze inleiding een goed overzicht.

Het werk zelf valt dan in twee gedeelten uiteen: in een behandeling van de cel als eenheid van organisatie in zijn gecompliceerden bouw en levensloop, en ten tweede het cytoplasma, dus de celinhoud met uitzondering van de kern. Aangaande de cel begint LUNDEGÅRDH met de morphologie, de beteekenis van haar morphologische differentiatie, celgrootte en celvormen, manieren, waarop protoplasten met elkaar in verbinding kunnen treden (plasmodesmen en celversmelting); dan volgt een bespreking van de morphologisch-physiologische beteekenis en de mogelijke oorzaken van cellulairen bouw, en de verschillende typen daarvan, de weefselsoorten en weefselsystemen en als slot van dit gedeelte een overzicht van de physisch-chemische problemen, die de celorganisatie ons voorlegt.

Het tweede stuk, dat het cytoplasma behandelt, omvat een beschrijving van de morphologie, de structuur en den aggregaats-toestand daarvan in het algemeen; de vorm van het cytoplasma, zijn fijnere structuur, zijn aggregaatstoestand en degeneratieverschijnselen, de veranderingen, die het cytoplasma ondergaat tijdens karyokinese en celdeeling, de cytosomen, wandlaag, vacuolen, ciliën, cytoplasma-bewegingen, zooals amoeboïde en protoplasma-strooming in cellen met celwand, al die onderwerpen worden dan nog in afzonderlijke hoofdstukken uiteengezet. En ten slotte volgen uitvoerige bronnenopgaven, zaakregister en auteursregister, zooals dat in een handboek als dit verwacht mag worden.

Het onderwerp is door LUNDEGÅRDH op meesterlijke wijze bewerkt; zonder overlading, is het werk geheel volledig en op die wijze een zeer dankbaar begin in de moeilijke onderneming, die LINSBAUER op touw gezet heeft. Eén enkele opmerking: in den tekst wordt weleens verwezen naar litteratuur, die in de opgaven achterin niet vermeld wordt. Moge ook in dit opzicht de ongetwijfeld niet gemakkelijk te bereiken volmaaktheid van dit standaardwerk, in de volgende deelen nog nader komen!

SIRKS.

MASSART J., 1921, *Eléments de biologie générale es de botanique*. Volume I. *La Biologie Générale*. Les Protites (Bruxelles, 1921. M. LAMERTIN, 378 pp. 389 figg.).

De hoofdstukken, waaruit de algemeene biologie in dit werk opgebouwd is, zijn van zeer uiteenlopenden aard; het eerste, *la vie et la mort*, geeft een zeer beknopte algemeene physiologie in den zin van VERWORN; het tweede, *la cellule*, een kort overzicht der cytologie, en het derde, *les facteurs de l'évolution*, een behandeling van erfelijkheids- en afstammingsleer. Deze samenvoeging van eenigszins heterogenen aard zou wellicht te verdedigen zijn, waar echte „algemeene biologie” nog zooveel lacunes toont, maar ze geeft hier toch wel aanleiding tot merkwaardige verrassingen. In het cytologisch gedeelte wordt nu ook een bespreking van de functies der cel gegeven (moleculaire processen, stofwisseling en irritabiliteit), die eigenlijk beter in het eerste gedeelte behandeld hadden kunnen worden, en dan wordt plotseling als onderdeel van het gedeelte over irritabiliteit een dertigtal bladzijden gewijd aan het ontstaan van cellen, hun deeling, karyokinese, reductiedeeling, enz., waarbij dan weer een stuk over geslachtsbepaling ondergeschoven wordt. Daardoor wordt de eenheid van het werk, die toch al moeilijk te bereiken was, zeker niet verbeterd.

Het derde hoofdstuk, *les facteurs de l'évolution*, bespreekt erfelijkheid, variabiliteit, selectie en phylogenie in hun voornaamste punten; nieuws is er niet in gegeven, en hier en daar doet de bewijsvoering wat heel weinig modern aan, maar over het algemeen is de samenvatting niet slecht en schrijvers standpunt voorzichtig. Bijzonder veel genoeg deed het me te zien, dat aan afbeeldingen van niet geallieerde zijde veel ruimte gegeven is, en dat daarbij steeds de bron vermeld wordt; een bewijs ervoor, dat in de wetenschap van beide zijden te leeren valt.

SIRKS.

MEISENHEIMER J., 1921. Geschlecht und Geschlechter im Tierreiche I. Die natürlichen Beziehungen (Jena, G. FISCHER, 1921. 896 pp. 737 figg.)

Nu ook in de erfelijkheidsleer het vraagstuk van geslachtsbepaling de aandacht van vele kanten tot zich getrokken heeft, is het zeker wel loonend, kennis te nemen van het bovengenoemde boek van MEISENHEIMER, dat als eerste deel van een tweebandig werk verschenen is. Met groote nauwkeurigheid en uitvoerigheid is hierin alles samengesteld wat met geslachtsprocessen in het dierenrijk te maken heeft: anatomisch, zoowel als physiologisch. Het begint met een beschrijving der gametocyten en gameten, dan worden hermaphroditisme en dioecie behandeld, alles wat met paring samenhangt primair en secundair, broedverpleging en meer dergelijke onderwerpen, die uit genetisch oogpunt weinig belang hebben. Maar dan wordt het boek besloten met drie hoofdstukken, waar wel veel belangrijks is samengevat. „Stufen sexueller Organisationshöhe” omvat o. a. een uitnemend overzicht van wat het dierenrijk te zien geeft van geslachtspolymorphie, zooals dit verschijnsel bij soorten van *Papilio* algemeen bekend is en waarover ook genetisch toch nog lang niet het laatste woord gesproken is „Uebertragung spezifischer Geschlechtsmerkmale von Geschlecht zu Geschlecht” en „Herkunft und Ausbildung peripherer Geschlechtsmerkmale” bevatten eveneens talrijke feiten, waarin de geneticus belang zal stellen. De belangrijke beteekenis van het boek ligt voor ons m. i. hierin, dat we er de waarschuwing uit kunnen putten, toch vooral voorzichtig te zijn met de oplossing van het probleem der geslachtsdifferentiatie, dat hieruit blijkt heel wat ingewikkelder te zijn, dan menigeen meent. Toch is dit eerste deel voor ons nog slechts een inleiding, omdat het tweede deel de ons direct interesserende problemen: geslachtsbepaling, wezen der sexualiteit en derg. zal behandelen. Indien dat met dezelfde grondigheid gebeurt, als waarmee dit eerste deel bewerkt is, dan belooft het werk een goede aanwinst voor de genetische literatuur te worden.

SIRKS.

SALAMAN R. N. AND LESLEY J. W., 1921. Some Information on the Heredity of Immunity from Wart Disease.

(Rep. Intern. Potato Conf. London 1921, pag. 105—111).

Dit artikel is een verslag van voorloopige proefnemingen over erfelijkheid van immuniteit tegen de wratziekte van aardappels. Voor de niet-phytopathologies ontwikkelde lezer wil ik even opmerken, dat deze ziekte veroorzaakt wordt door een phycomycet, *Chrysophlyctis endobiotica* Schilbersky, die in den vorm van sporangïën in den grond overwintert, vanwaaruit zoösporen gezonde knollen weer kunnen aantasten; de voornaamste symptomen van de ziekte bestaan uit wratachtige uitwassen op de knollen; vandaar de Hollandse naam.

De gevolgde methode bestond in het opkweken van zaailingen, die vegetatief werden voortgekweekt op sterk besmette grond en zoo op hun al of niet vatbaarheid werden nagegaan. Een controle van de graad van besmetting van de grond, door het uitplanten van erkend vatbare planten tussen de proefplanten, zooals dit bij een vatbaarheidsonderzoek te Oostwold (Gr.) door OORTWIJN BOTJES en QUANJER is gedaan, vond niet plaats; dit had de waarde der verkregen uitkomsten aanmerkelijk kunnen verhoogen.

Onderzocht werd de generatief verkregen nakomelingschap van immune en vatbare rassen, alsmede eenige kruisingen van immuun  $\times$  immuun en van immuun  $\times$  vatbaar en reciprook. Verder dan één generatie zijn de proeven nog niet voortgezet. De verkregen uitkomsten leidden de schrijvers tot de aannahme van drie factoren, X, Y en B. X en Y zijn de eigenlike immuniteitsfactoren, waarvan de aanwezigheid van één van beide voldoende is om immuniteit te bewerkstelligen. De aanwezigheid van B heft de werking van Y op. Hieruit volgt, dat soms immuniteit kan domineeren, soms recessief zijn. Immers is volgens bovenstaande hypoteese immuniteit denkbaar bij de kombinaties B X Y, B X y, b X Y, b X y en b x Y, terwijl de samenstellingen B x y, B x Y en b x y vatbaarheid voorstellen.

De verkregen getalsverhoudingen, waar de factorenhypoteese op berust, zijn niet alle even mooi. Het best gemotiveerd zijn de factoren X en Y en wel uit de eenige malen gevonden verhouding 3:1 na zelfbestuiving of kruising van (heterozygote) immune rassen

en uit de éénmaal gevonden verhouding 15:1 in een dergelijk geval. De faktor B is afgeleid uit sommige keeren optredende dominantie van vatbaarheid, bij de overige getalsverhoudingen kwamen vaak te weinig vatbare planten te voorschijn, hetgeen door schr. aan een proeffout wordt toegeschreven. De aanname van de faktor B verklaart wel alle verkregen uitkomsten, op enkele sterk afwijkende getalsverhoudingen na, bv. de gevonden verhouding 40:23 bij een verwachting van 31,5:31,5. Ik herinner echter aan het voorloopige karakter van deze publikatie, waarin overigens een vernuftige theorie wordt ontwikkeld

S. J. WIELENSIEK.

SCHAXEL J. 1922. Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie (Zweite Auflage Jena, G. FISCHER, 1922. 367 p.p.).

Van niet-natuurwetenschappelijke zijde hoort men nogaleens de bewering uiten, dat de natuurwetenschap teveel door haar neiging tot afbreken en analyseeren wordt meegesleept en zich dus te weinig rekenschap geeft van de noodzakelijkheid eener synthese. Te weinig zich bezinnend voortdraaft, steeds verdergelokt door schoonschijnende verafgelegen doelen, maar zich daarop blind starend. Dit boek van SCHAXEL is wel het beste bewijs ervoor, dat dit verwijt, zij het ook terecht tegen sommige natuuronderzoekers gericht, zeker niet allen gelden mag, en dit des te minder, waar de eerste druk van dit boek in 1919 binnen een jaar uitverkocht was. Want dit werk van den experimenteel-onderzoekenden SCHAXEL is een geheel andere geestesuiting; het bewijst, dat hij geen vereerder is van wat de moderne biologie als algemeene biologie heeft samengevoegd, maar wel van een denkbare werkelijk *algemeene* biologie.

Het eerste gedeelte: Der Theoriengehalt der Biologie, toont ons de rol der theorie, zooals deze gespeeld wordt in allerlei biologische onderzoeksgebieden: in het darwinisme, in phylogenie en ontwikkelingsmechanica, in erfelijkheidsleer en physiologie; in de grensgebieden van mechanistische en vitalistische denkwijzen, in het kategorische en in het intuïtieve vitalisme. Zoo wordt een inzicht gegeven in de afhankelijkheid onzer theorieën, zoowel wat

den feitelijken ondergrond, als wat de gedachtenontwikkeling betreft.

Het tweede stuk analyseert dan verder de elementen van het biologische denken en brengt daarbij de verschillende daaraan ten grondslag liggende opvattingen tevoorschijn: de energetische, de historische en de organismische. Volgens de eerste behoort al wat leeft tot het in alle opzichten gelijke geheel, dat we als natuur kennen en de levensverschijnselen kunnen dan in de steeds en alleen geldende elementaire wettelijke processen opgelost worden. De historische opvatting beschouwt alle levende wezens als producten eener geschiedenis, die hun tegenwoordigen toestand in den loop der tijden door tal van wijzigingen heen, bereikt hebben, terwijl de organismische opvatting de organismen als bijzondere wezens van speciale natuur beschouwt.

Van synthetische natuur is dan het derde deel: „empirische en theoretische biologie”, waarin SCHAXEL in het bijzonder zijn scherpe denkwijze toont: hij zet het verband uiteen, dat tusschen begrippen en problemen bestaat; de rangschikking van wat is moet leiden tot de vaststelling van het hoe dit geworden is. Dit kan betrekking hebben op organische vormingen, op organisch gedrag en op organische onderlinge betrekkingen. Ten slotte leidt dit alles tot een korte bespreking van de ideale algemeene biologie, zoowel in onderzoek, in leer en in onderwijs.

Dat SCHAXELS boek niet alleen gelezen, maar doordacht worden moet zal na het bovenstaande wel niet meer behoeven te worden gezegd; maar dat het doordenken ervan den lezer genot zal verschaffen, is m. i. zeker, ook al zal hij het niet overal met den schrijver eens zijn. De stijl is typisch en persoonlijk, de betoogtrant helder en dus zal de belangstellende het boek een dankbare aanwinst voor de biologische litteratuur moeten vinden.

SIRKS.

STOMPS TH. J., 1922. De stoffelijke basis der erfelijkheid bij planten en dieren (Volksuniversiteitsbibliotheek no. 14. Haarlem, Erven F. BOHN, 1922. 270 pp. 24 figg.).

Het verband tusschen cytologisch werk en experimenteele onderzoekingen over erfelijkheidsverschijnselen wordt met den dag

sterker en er komt een einde aan de verwijdering, die zoo langen tijd tusschen beide richtingen van onderzoek bestaan heeft. Er begint een zekere vastheid te komen in onze meening over het probleem der localisatie van erfelijke factoren en men zou dus van meening kunnen zijn, dat de desbetreffende vraagstukken rijp zijn voor een bespreking voor ontwikkelde leeken. Het bovengenoemde boekje in de Volksuniversiteitsbibliotheek verschenen, wil trachten deze vraagstukken en de daarover verkondigde theorieën algemeen begrijpelijk te maken. STOMPS begint zijn werk met een beschrijving van den celbouw, de cel- en kerndeeling en de reductiedeeling en de rol, dien de chromosomen daarbij spelen. Dan volgt een hoofdstuk over erfelijkheid, d. w. z. over de theoretische basis der erfelijkheidsleer voornamelijk in den vorm der pangenesis-theorie en een historisch overzicht over de beschouwingen van den celkern en van de chromosomen als dragers der erfelijke eigenschappen, en daarna komt de hoofdschotel, de cytologische onderzoekingen, die tot de erkenning van de chromosomen als stapelplaats van erfelijke factoren geleid hebben. Ten slotte wordt dan het verband getoond tusschen de chromosomen en de langs experimenteelen weg gevonden regels van MENDEL. Of de schrijver erin geslaagd is, dit uiterst moeilijke en ingewikkelde terrein voor ontwikkelde leeken begaanbaar te maken, zou ik willen betwijfelen; ik zou huiverig zijn voor de talloze technische termen en uit grieksch of latijn afgeleide woorden, die wel voor dengene, die biologie gestudeerd heeft, goede bekenden moeten zijn, maar die toch naar mijn persoonlijke ervaring, voor den buitenstaander altijd min of meer afschrikwekkend werken. Ik hoop echter zeer, dat mijn kijk hierop te pessimistisch is, en dat de schrijver van dit boekje, dat een der meest belangrijke biologische problemen van onzen tijd bespreekt, voldoening van zijn werk moge hebben.

SIRKS.

TÄCKHOLM, GUNNAR 1922. Zytologische Studien über die Gattung *Rosa*. (Acta Horti Bergiani 1922. Bd. 7 n<sup>o</sup>. 3. p. 103—381.)

Dit uitmuntende werk mag zeker tot de allerbeste cytologische onderzoekingen van de laatste jaren gerekend worden. Schr. heeft

± 300 verschillende Rozenspecies, -subspecies, en -variëteiten op hun chromosomen-bezit onderzocht. Hierbij sprong in de eerste plaats in het oog het verschil in gedrag bij de reductiedeeling, van de chromosomen der verschillende soorten. Treden de chromosomen vóór de reductiedeeling steeds in gemini op, dan zijn deze rozen hetzij species, hetzij bastaarden, afkomstig van ouders met gelijk aantal chromosomen. Bij deze rozen liggen de chromosomen in dit stadium wel meestal gepaard, maar het kan toch ook voorkomen, dat zij in 1, 2 of 3 dezer paren eene verzwakte affiniteit tot elkaar vertoonen, waardoor zij dan niet zoo dicht bij elkaar liggen en zich als univalente chromosomen voordoen. Schr. vond 4 typen van chromosoomcomplexen met in normale gevallen gepaarde chromosomen, n.l. met 7, 14, 21 en 28 gemini. Dit waren meestal zuivere species, maar ook diploïde, tetraploïde en oktoploïde bastaarden kwamen voor. Tot de *R.chinensis*-groep, de *Indicae* behooren zoowel di-, tri- als tetraploïdevormen, de sectio der *Cinnamomeae* bevat, behalve deze 3 types, ook nog oktoploïde subspecies, terwijl b.v. de *Systylae* allen diploïd en de *Gallicae* overwegend tetraploïd zijn.

Naast de groep der rozen met slechts gemini, staat eene zeer groote groep, welke in het stadium voor de reductiedeeling zoowel steeds gepaarde als ongepaarde, univalente chromosomen toont te bezitten. Deze chromosoomcomplexen zijn natuurlijk het beste zoo te verklaren, dat hun bezitters bastaarden zijn tusschen rozen met een ongelijk aantal chrom. en waarbij aan de gemini-vorming alle chrom. deelnemen, welke afkomstig zijn uit de gameet met het laagste aantal, en uit de andere gameet even zoo vele. De univalente chrom. stellen dan de in dezen laatsten gameet méér aanwezigen voor. Dit is dus in hoofdzaak vergelijkbaar met de door ROSENBERG beschreven *Drosera*-bastard met een dergelijk chrom.-complex. De belangrijkste onder deze rozen met abnormaal complex zijn de subspecies en variëteiten der *Caninae*-groep. Schr. vond hier 3 typen, n.l. met:

1°. 7 bivalente + 14 univalente = 28 chrom. (tetraploïd).

2°. 7 „ + 21 „ = 35 „ (pentaploïd).

3°. 7 „ + 28 „ = 42 „ (hexaploïd).

Zeer uitgebreid en nauwkeurig werden de meiotische deelingen bij deze *Caninae* onderzocht en wel met zeer eigenaardig resultaat.



De 3 typen gedragen zich in alle opzichten volkomen gelijk en ook alle onderzochte species vertoonden absolute onderlinge gelijkheid ten opzichte van deze deelingen. Wat echter het opmerkelijke is, is het feit, dat de meiotische deeling in de Pollenmoedercellen geheel anders in haar werk gaat dan in de Embryozakmoedercellen. Dit verschil ligt hierin, dat de univalente chrom. in de PMC gedurende de heterotypische deelingsphase eene overlangache splitsing ondergaan, zoodat de producten dezer eerste deeling een chrom.-aantal bezitten, gelijk aan de som van de univalente chrom. en van het aantal gemini, dus b.v. bij een pentaploïden vorm:  $7 + 21 = 28$  chrom., terwijl de heterotypische deeling in de EMC aanleiding is tot het ontstaan van 2 kernen, waarvan de ééne ditzelfde aantal chrom. bevat, de andere slechts zooveel als er gemini aanwezig waren, dus slechts 7. Dit komt, doordat hier de univalente chrom. zich niet deelen, maar allen, althans in de groote meerderheid der gevallen, zich naar één der beide polen bewegen, n.l. naar de micropylair gelegene. De homoiotypische deeling verloopt bij PMC en EMC ook verschillend. Terwijl bij de laatste deze deeling normaal plaats heeft, deelen bij de PMC de splitsingsproducten zich abnormaal, de van de gemini afkomstige chrom. deelen zich gewoon en gaan naar de polen uiteen, de univalente producten blijven echter veelal op allerlei plaatsen in de spoel liggen, soms bereiken zij de polen, soms blijven zij midden tusschen aequator en spoel steken. Het schijnt wel alsof de deeling der univalente chrom. in de heterotypische phase een vertragenden invloed op deze chrom.-elementen gehad heeft. Er ontstaan zoodoende tetrade-cellen, en hieruit pollenkorrels, met zeer verschillende chrom.-aantallen; voor zoover schr. heeft kunnen nagaan bezitten zij steeds minstens 7 chrom., waarschijnlijk afkomstig van de oorspronkelijke gemini. Schr. heeft deze inconstantheid der getallen natuurlijk in verband trachten te brengen met de groote steriliteitspercentages van het pollen. Een positief resultaat heeft hij hierbij echter niet bereikt. Ofschoon de pollenkorrels met méér chrom. meestal wel veel gezonder zijn dan de anderen, is toch ook de bevruchtingsmogelijkheid van de korrels met weinig chrom. bewezen. De fertielste soorten hebben daarenboven nooit hooger dan  $\pm 15\%$  kiembaar pollen. Terwijl de mannelijke gameten dus wisselende chrom.-getallen hebben van 7 tot ten

hoogste 22, bezitten de eicellen bijna steeds een vaststaand, zeer hoog aantal, n.l. 21 bij de tetrapl., 28 bij de pentapl. en 35 bij de hexapl. *Caninae* d.w.z. 7 van de gemini stammende chrom., benevens het normale aantal univalenten.

Omtrent de gemini zij nog opgemerkt, dat hunne elementen gedurende alle deelingsstadiën sterke affiniteit tot elkaar vertoonen. Schr. geeft eene zeer overzichtelijke opgave van alle tot nu toe bekende gevallen, waarbij zoowel gemini als univalente chrom. opöptreden, en deelt deze gevallen in typen in. Van het type der PMC-deelingen bij de *Caninae* zijn reeds meer voorbeelden bekend, b.v. de pentaploïde *Triticum*-bastaarden van KIHARA. De EMC-deeling is nog eenig in haar soort. Het gedrag der chrom. in ROSENBERG'S *Drosera*-bastaard komt wel sterk met dat in de *Caninae*-EMC overeen, maar in dat geval worden de univalenten over beide polen verdeeld en gaan niet gezamenlijk naar één kant zooals hier.

De theoretische hoofdstukken handelen uitsluitend over de groep der *Caninae*. Er was reeds door verscheidene andere onderzoekers door middel van kastratieproeven aangetoond, dat zij zich langs ongeslachtelijken weg kunnen voortplanten. Tot deze conclusie, n.l. dat zij apomiktisch zaad vormen, komt nu ook schr. door het onderzoek der chrom.-garnituren. Het bleek hem, dat de onderzochte garnituren door alle generaties constant bleven. Dat dit langs sexueelen weg ook zou geschieden, is praktisch onmogelijk, daar de eicellen het somatische chrom. aantal min 7 bezitten, en slechts een zeer klein percentage der pollenkorrels dit laatste, voor hen minimale aantal, met zich voeren, en deze dan nog zeer vaak steriel zijn. Het zou een zeer zeldzaam te verwachten toeval zijn, als juist één der zeer weinige fertiele pollenkernen met 7 chrom. een eikern met 28 chrom. bevruchtte. De constantheid der hybride chrom.-garnituren is dus een bewijs te meer voor de reeds door het experiment aangetoonde apomiktische voortplanting der *Caninae*. Deze chrom.-garnituren bestaan steeds uit 7 gemini en ongepaarde chrom. in veelvouden van 7. Daar dergelijke samenstellingen zeer speciaal bij  $F_1$ -bastaarden kunnen voorkomen, vat Schr. de *Caninae* op als oeroude bastaarden, waarbij in de  $F_1$  en de verdere generaties geen bevruchting meer heeft plaats gehad en die zich langs ongeslachtelijken weg hebben voortgeplant, dus te beschouwen

zouden zijn, althans uit phylogenetisch oogpunt, als leden der  $F_1$ -generatie. Hoe deze voortplanting in haar werk gegaan is, kan schr. niet meedeelen; apogamie in den gewonen zin heeft niet plaats, daar de EMC geen zuivere mitotische deeling uitvoeren. Ook apospore embryozakken heeft schr. niet kunnen aantonen. Nucellair-embryonenvorming lijkt hem niet uitgesloten, maar de waarnemingen zijn nog zoo gering in aantal en ook weinig overtuigend, dat hier groote voorzichtigheid gewenscht is.

Hoe het ook zij, er worden langs ongeslachtelijken weg zaden gevormd. Deze weg is ingeslagen, nadat bastaardeering had plaats gehad. Ofschoon het verband hiertusschen natuurlijk niet bewezen is, zal toch een ieder hierin onmiddellijk een grooten steun vinden voor ERNST's geniale theorie omtrent de bastaardeering als oorzaak der apogamie. Dat hier geen apogamie, maar een andere vorm van, zooals schr. het noemt, „Agamospermie” voorkomt, is in 't geheel geen bezwaar om hierbij eveneens de mogelijkheid van een causaal verband in te zien.

Daar er steeds slechts 7 gemini voorkomen, kan men aannemen, dat één der beide oorspronkelijke ouders diploïd geweest is, en dat deze met eenen hexaploïden, oktoploïden of dekaploïden vorm gekruisd is.

Dat de kruisingen, waaruit de *Caninae* met hybride chrom.-garnituren ontstaan zijn, niet recent zijn, mag wel als zeer waarschijnlijk aangenomen worden, waar Schr. ongeveer alle tegenwoordig algemeen voorkomende rozensoorten der sectio *Caninae* onderzocht heeft en nergens een chrom.-garnituur gevonden van niet-hybrid karakter met uitsluitend gepaarde chrom. gedurende de reductiedeeling en in overwegende wijze geslachtelijke voortplanting. Een ontstaan uit tegenwoordig voorkomende vormen van andere groepen meent schr. op cytologische en systematische gronden volkomen buiten beschouwing te kunnen laten. Eén der beide ouders zou zeer beslist een *Canina*-uiterlijk gehad hebben, een Oer-*canina* geweest moeten zijn. Daar er echter geen niet-hybride *Caninae* gevonden zijn, moeten de oorspronkelijke kruisingen plaats gehad hebben in overouden tijd, toen deze nog wel bestonden. Zeer uitvoerig bespreekt schr. nu zijne opvatting, dat deze kruisingen in tertiairen tijd zouden hebben plaats gehad. Hierbij spelen ook geographische gronden een groote rol. Zijne

opinie komt hierop neer, dat eene verklaring van het verdwijnen der hypothetische, niet hybride *Caninae*-vegetatie, waaruit de bastaarden ontstaan zouden zijn, mede op grond van de hedendaagsche geographische verspreiding der groep, gezocht moet worden in de uitroeijing van een groot deel der Europeesche tertiaire Flora in den ijstijd. De niet-hybride *Caninae* hebben dezen tijd niet overleefd; dus zouden de kruisingsprocessen in praeglacialen tijd hebben plaats gehad. Deze heele hypothese staat echter op zeer losse gronden. Al schr.'s redeneeringen zijn uit het ongerijmd. Hierin is hij echter niet steeds consequent. Als één der ouders moet een hoogchromosomige, al dan niet tot de *Caninae* behorende, rozenvorm worden aangezien. Deze heeft de ijstijd niet kunnen overleven. Zouden de apomiktisch zich voortplantende rozen zooveel beter tegen het klimaat bestand geweest zijn, dat zij, ook wanneer zij naar niet zeer ver afgelegen gebieden verhuisd waren, zich volkomen in stand konden houden? En wanneer zij naar verder afgelegen gebieden met veel beter klimaat verhuisd waren, waarom zouden de ouders dan niet in staat geweest zijn deze verhuizing mee te maken? Schr. neemt aan, dat kruising plaats gehad moet hebben in hetzelfde gebied, waar ook thans de *Caninae* voorkomen, Europa en West-Azië. Ook dit is slechts door zeer onzekere vermoedens gestaafd. De fossiele vondsten zijn te onzeker om hierbij een belangrijke rol te kunnen spelen.

Ten slotte behandelt schr. het ontstaan der groote polymorphie van de groep der *Caninae*. Hiertoe kunnen z.i. bijgedragen hebben: 1°. Secundaire bastaardeeringen; 2°. Vegetatieve mutaties, z.g.n. Embryomutaties. Ook thans komen nog secundaire bastaardeeringen tusschen verschillende *Caninae* voor, die natuurlijk ook in hun chrom.-complex geheel abnormaal zijn. Daar echter de „Elementar-arten” der *Caninae* zeer constant zijn in hun chrom.-garnituur, kan deze secundaire bastaardeering als oorzaak der polymorphie uitgeschakeld worden. Van andere mogelijke oorzaken, als modificatie, die op eenigerlei wijze overgeërfd zou worden, Mendelsplitsing na zelfbevruchting, en het ontstaan van mutaties langs sexueelen weg, kan uit velerlei gronden afgezien worden. Zoo blijft volgens schr. niets anders over dan het ontstaan langs apomiktischen weg van mutanten.

Door de kruisingen in tertiären tijd zijn  $F_1$ -klonen ontstaan.

Deze klonen stellen natuurlijk gecompliceerde heterozygoten voor. Bij geslachtelijke voortplanting zouden uit deze  $F_1$ -generaties zeer vele nieuwe combinaties kunnen uitsplitsen. Schr. stelt het zich nu zoo voor, dat deze wel uitsplitsen, maar langs mutatieven weg, „dasz die genotypische Veränderung innerhalb einer nach ihrer Zusammensetzung konstanten Chromosomengarnitur und wahrscheinlich innerhalb eines ihrer Chromosomen erfolgt”.

Mutatief zou een verandering van één of meerdere factoren tegelijk plaats vinden, en zoo zouden dan de  $F_2$ -mogelijkheden ontstaan. De tegenwoordige subspecies zijn dan te vergelijken met deze  $F_2$ -combinaties. Daar de „klein-species” niet in een enkele, zeer bepaalde, eigenschap van elkaar verschillen, maar alle deelen een geheel eigen type aanwijzen, zouden deze mutaties zeer vroeg in het embryo hebben plaats gehad. Daar alle tot nog toe bekende gevallen van erfelijke vegetatieve mutaties verlies-mutaties zijn, zou men ook hier met veranderingen in recessieve richting te doen hebben.

Evenals de verklaring omtrent tijd en wijze van het ontstaan der  $F_1$ -klonen, is ook deze opvatting omtrent de oorzaken der polymorphie een wel zeer hypothetische. Beide verklaringen konden slechts uit het ongerijmde geleverd worden. Er behoort moed toe, om dergelijke verklaringswijzen op te stellen en de argumenten er voor bijeen te zoeken. Dit heeft schr. wel op zeer volledige wijze gedaan. Het eenige, maar dan ook zeer belangrijke positieve argument ten gunste van zijn opvattingen is uit zijne cytologische resultaten op te maken. Of deze echter in staat zijn meer aan te toonen dan dat de geleverde oplossingen voor beide genoemde vragen een kleinere onwaarschijnlijkheid hebben dan andere oplossingen, meen ik te mogen betwijfelen. Maar ook geheel afgezien van het verband met deze vragen, is het cytologisch werk van schr. en de resultaten hiervan van buitengewoon belang en behoort zeker tot de standaardonderzoekingen op dit gebied.

J. P. BANNIER.

TISCHLER. G. 1922. Allgemeine Pflanzenkaryologie (Band II van Linsbauers Handbuch der Pflanzenanatomie. Berlin, 1921—22. Gebr. BORNTAEGER. 899 pp. 406 figg.).

Voor de bewerking van het gedeelte van LINSBAUERS Handbuch waarin de levensgeschiedenis van den celkern behandeld worden moest, was zeker wel niemand meer aangewezen dan TISCHLER, die reeds in 1915, in zijn belangrijke overzicht in de Progressus getoond had de litteratuur over plantaardige chromosomen-onderzoekingen zoo volkomen te beheerschen. Het is dan ook voor LINSBAUER zeker een goed ding geweest, dat TISCHLER deze zware taak op zich heeft willen nemen, die daardoor aan het Handboek een prachtig deel heeft gegeven.

In elf hoofdstukken is het boek verdeeld: een algemeen overzicht van den rustenden kern en zijn uitwendige morphologie vormt de inleiding, waarin na historische mededeelingen, de kern van physisch-chemisch standpunt beschouwd wordt, en dan de verschillende vormen, waaronder de kern zich aan ons voordoet (kogelvorm, slangvorm, draadvorm, kometenvorm, ringvorm, blaasvorm, amoëboïdevorm) een voor een besproken worden. Dan volgen voorbeelden van verschillende kerngrootten in het plantenrijk, waarbij in het bijzonder aandacht gegeven wordt aan de exactheid van deze metingen en de daarbij werkende foutenbronnen. Voorts wordt het verband nagegaan tusschen den vorm van den kern en de phylogenetische plaats van de plantensoort en de veranderingen, die de vorm ondergaat tijdens de ontogenetische ontwikkeling en onder den invloed van de levensvoorwaarden, waaraan de cel onderworpen wordt.

Het tweede hoofdstuk bespreekt de chemische organisatie van den rustenden kern, beteekenis en verspreiding der nucleoproteïden, en der overige chemische bestanddeelen van den kern: chromatine, linine, karyotine, kareenchym, karyolympe, hun microchemie en hun onderlinge verhoudingen. Vervolgens komen de chemie der nucleolen aan de beurt, de kristalloïden, welke in den celkern een rol spelen, de enzymen, welke voor de oplossing van bepaalde kernbestanddeelen dienen moeten, de kernautolyse en de kwestie der localisatie van bepaalde elementen in den kern, zooals ijzer, calcium en phosphorus.

Naast de chemische organisatie staat dan de morphologische, die in het derde hoofdstuk uitvoerig behandeld wordt. Daarin komen ter bespreking de bestanddeelen van den celkern zooals we ze microscopisch waarnemen, levend of gefixeerd, karyotine en karyolymphe, kernvacuolen, karyosomen, nucleolen en hun oecologische beteekenis, parallelisme tusschen kerngrootte en afmetingen der nucleolen, de eiwitkristalloïden in den celkern, hun ontstaan en hun oecologische waarde, opgaven over looistoffen, chlorophyll en zetmeel in den kern, en de vorming van vetten enz., en het probleem van het al of niet bestaan van een kernwand, zijn semipermeabiliteit en zijn verband met het zgn. kinoplasma.

Als vierde onderwerp voor een hoofdstuk kiest TISCHLER dan de rol van den rustenden kern in het huishouden van de levende cel, waarbij in de eerste plaats aandacht gegeven wordt aan de kwestie der stofuitwisseling tusschen celkern en cytoplasma, in het bijzonder ook aan de kernplasmarelatie en de daarvan afwijkende gevallen, het begrip van energide, de dynamische of de stoffelijke aard van de inwerking van den kern op de cel, de kern als producent van oydasen en andere fermenten, het verband tusschen den kern en processen van intensieve stofwisseling in de cel, uitstooten van chromatine en diffusie van opgeloste stoffen uit den kern in de cel, de oecologische beteekenis van den kern als attractiemiddel voor andere celbestanddeelen, zooals karyostrophe van de plastiden, de stofwisseling van kernlooze cellen en het leven van geïsoleerde kernen enz. Daarna worden de betrekkingen tusschen den kern en andere celbestanddeelen, zooals plastiden, centrosomen en blepharoplasten nader onder oogen gezien: de eventueele nucleaire oorsprong, het chemisch en het morphologisch verband tusschen kern en plastiden, centriolen enz.; dan volgt een bespreking van de bewegingen, die de celkern in het cytoplasma maken kan, in het bijzonder naar plaatsen van intensieve stofwisseling, zooals HABERLANDT die vermoedt met de uitzonderingen daarop; het verband tusschen cellulosevorming en kernfuncties, het passieve en het actieve karakter van de kernbeweging, haar chemotactische, traumatotactische, geotactische en phototactische aard enz., gevolgd door een beschouwing van de betrekkingen tusschen den rustenden kern en de celdeeling, de afhankelijkheid van celwandvorming van den celkern, de verschillende celdeelingstypen

bij lagere en hogere planten, de medewerking van het cytoplasma daarbij, simultane en vrije celdeeling enz., terwijl als slot van dit hoofdstuk een overzicht gegeven wordt van meerkernigheid bij cellen, zooals deze kunstmatig verkregen kan worden of ook „phylogenetisch” vastgelegd is bij thallophyten en bij hogere planten (embryozakken e. d.).

Met het vijfde hoofdstuk, dat het normale verloop van kerndeelingen behandelt, naderen we de betrekkingen tusschen de karyologie en de genetica; hier komen de chromosomen meer en meer op den voorgrond. Het geeft eerst een algemeen overzicht over de oorzaken, welke een mitotisch proces tengevolge hebben, in het bijzonder van de opvattingen van RICHARD HERTWIG dien-aangaande, de hypothese van speciale prikkelstoffen, die daarbij hun werking zouden uitoefenen, het synchronisme van kerndeelingen in meerkernige cellen, waartegenover ook gevallen van heterochronie vermelding verdienen, het voorkomen van klievingsdeelingen, de inactiviteit van kernen en het ophouden van verdere deeling, de invloed van uitwendige omstandigheden op de mitosen en het verband tusschen kerndeelingen en de uitwendige gedaante van organen, enz. Dan wordt begonnen met een behandeling van het kerndeelingsproces, beginnend met de promitosen bij lagere organismen en de gestadige overgang tot echte mitotische processen, zooals we deze zien in verschillende groepen van algen en schimmels, de afwijkingen daarvan bij *Peridineeën* en *Diatomeeën*, waarna de mitose bij hogere planten in bijzonderheden beschreven wordt. Daarbij komen dan ter sprake de vragen naar het voorkomen van centrosomen, de problemen die prophase, metaphase, anaphase en telophase meebrengen, en in het bijzonder het verdwijnen van kernwand, nucleolus en kristalloïden, de vacuolisatie van chromosomen, de anaphasische lengtesplitsing der chromosomen, de individualiteit der chromosomen en het bestaan van karyomeren. Aan het mechanisme der karyokinese worden dan nog een aantal bladzijden gewijd, evenals aan het verband tusschen mitose en celdeeling.

Allotypische kerndeeling vormt het onderwerp van het zesde hoofdstuk, beginnend met de noodzakelijkheid der chromosomenreductie, de verschillen tusschen haploïde en diploïde fasen, de beperking van allotypische deelingen tot bepaalde celgroepen en



het probleem van allotypische deelingen en chromosomenreductie in somatische cellen, de rangschikking van tetradencellen in tetraëdrische en in lineaire volgorde enz., gevolgd door beschrijvingen van allotypische deelingsprocessen bij lagere en bij hogere planten.

Uitvoerige behandeling sluit daarbij aan van onregelmatige mitotische processen als hoofdstuk 7, waarin aandacht gegeven wordt aan den invloed, door uitwendige factoren en stofwisselingsstoornissen op het verloop van het mitotische deelingsproces uitgeoefend; inwendige invloeden kunnen hierbij eveneens een rol spelen en wel in het bijzonder een bastaardnatuur van het organisme, terwijl zulke abnormale deelingen ook bij schijnbaar „goede species” geconstateerd kunnen worden. Naast dergelijke onregelmatige mitotische deelingen, worden ook nog volkomen amitotische in dit hoofdstuk besproken.

Het achtste hoofdstuk behandelt alle verschijnselen van kernversmelting, die in het plantenrijk voorkomen, in het bijzonder natuurlijk als sexueel proces, waarbij dit in zijn buitengewone belangrijkheid uitnemend tot zijn recht komt en dubbele bevruchting en de theoretische beteekenis van deze kernversmeltingen in bijzonderheden beschouwd worden. Bovendien komt het verschijnsel als vegetatief proces voor, soms normaal, soms ook onder inwerking van abnormale levensomstandigheden.

Van bijzondere waarde voor den geneticus is het negende hoofdstuk, geheel gewijd aan de beteekenis der chromosomen voor erfelijkheidsverschijnselen. Hier wordt alles samengevat, wat gedeeltelijk in vorige hoofdstukken reeds voorloopig ter sprake kwam en wat voor de genetische zijde van het kernonderzoek belang heeft: de individualiteit der chromosomen, hun vaste getallen, de waarnemingsfouten, die soms bij chromosomen tellingen gemaakt worden, de afwijkingen van de typische getallen in somatische weefsels, de onvolledige scheiding der chromosomen en daartegenover het uiteenvallen van chromosomen in chromomeren en de afwijkingen van het typische chromosomengetal zooals deze in weefsels met bijzondere stofwisseling soms geconstateerd worden, een lijst van de tot nutoe bekende haploïde chromosomengetallen, de afhankelijkheid van kern- en celgrootte van het chromosomengetal in verband met de kernplasmarelatie, *gigas*-rassen en pygmaeën, experimenteel verkregen heteroploïde rassen, de reeks-

vormingen, welke soorten van eenzelfde geslacht soms toonen in chromosomenaantal en de phylogenetische beteekenis daarvan; het ontstaan van soorten of rassen met hooger chromosomenaantal tengevolge van bastaardeering en daaropvolgende onregelmatige chromosomenverdeeling of apogamie, van dispermie, van vegetatieve kernversmelting en van mutatie, grootte, vorm en rangschikking van chromosomen, en ten slotte de beteekenis van chromosomen voor mendelsche splitsingen. Daarbij komen natuurlijk de meest interessante genetische problemen ter sprake, de chemische natuur der genen, geslachtsbepaling en reductiedeeling, intersexualiteit, genenlocalisatie, koppeling, chiasmotypie, steriliteit als product van: chromosomendisharmonie en van bepaalde genen, complexheterozygotie, en dergelijke principieele genetische problemen meer.

Als laatste hoofdstukken volgen dan nog de degeneratie- en resorptieprocessen, waaraan de celkern soms onderworpen wordt en de kwestie der afwezigheid van kernen bij bepaalde organismen.

Een aantal toevoegsels, welke tijdens den druk van het werk nog door den schrijver bewerkt werden, een buitengewoon uitvoerige literatuurlijst, zeer nauwkeurig bewerkte registers van auteurs, onderwerpen en behandelde klassen en families, benevens een door K. FRITSCH bewerkte revisie der door TISCHLER gebruikte entophytennamen vormen een waardig slot van dit boek. Een kort doorlezen van het boek is uiteraard niet geschikt voor het maken van kritische opmerkingen; wat mij opviel is de groote zorgvuldigheid, waarmee de drukproeven gelezen schijnen te zijn.

We mogen TISCHLER van harte dankbaar zijn voor het werk, dat hij eenige jaren lang aan het totstandbrengen van dit deel besteed heeft; geen enkel onderzoeker, die zich voor algemeene genetica interesseert zal het kunnen missen en hij zal zich iederen dag opnieuw verheugen, het te bezitten. LINSBAUERS Handbuch heeft een goeden inzet gedaan met dit werk; we hopen dat de volgende deelen hieraan gelijkwaardig zullen zijn.

SIRKS.

**TSCHULOK E., 1922. Deszendenzlehre (Entwicklungslehre). Ein Lehrbuch auf historisch-kritischer Grundlage (Jena, G. FISCHER, 1922. 324 pp. 1 tab.).**

Door zijn „System der Biologie in Forschung und Lehre” had TSCHULOK reeds zijn voorliefde getoond voor methodologie: in het nu verschenen „Deszendenzlehre” beschrijft hij de tegenstelling tusschen deze beide, die op dit gebied wel heel vaak tegenstrijdig zijn. Ieder, die op het oogenblik zijn houding tegenover het groote complex van problemen, dat evolutie heet, wil bepalen, voelt de geweldige moeilijkheid daarvan: eenerzijds de overgeleverde leer, deels verouderd, traditie geworden en als zoodanig geëerbiedigd, maar te vaag en te verward voor den meer in exacte richting wilgenden onderzoeker van tegenwoordig, anderzijds het dreigende gevaar van te overschatten, wat we in de laatste jaren experimenteel als vaststaande feiten hebben leeren kennen als basis voor evolutietheorieën. Beide uitersten zijn gevaarlijk en daarop te wijzen is TSCHULOKS doel. Of hij daarmee een dankbare taak op zijn schouders genomen heeft, is twijfelachtig; de strenge aanhangers van de evolutieleer, die daaraan op grond van „ouderwetsche” argumenten gelooven, zullen de moeilijkheden wel nog niet voldoende gevoelen, en degenen, die in de andere richting gaan, zien de overdrijving van hun beschouwingen niet in door hun enthousiasme. En toch geloof ik, dat een boek als dat van TSCHULOK, die een overtuigd aanhanger van de evolutieleer is, goed en nuttig is; zijn kritische denkwijze heeft hem niet tot een te ver gedreven scepticisme geleid. Het is bezonken kritiek en daarom goed werk.

SIRKS.

## REGISTER.

- AAKERMANN** 98, 137, 176—8.  
**aardappelen** 187, 541—2.  
**Abraxas** 14.  
**Acacia** (erwt) 287 vv.  
**Acanthocephala** 8.  
**Acridium granulatus** 16.  
**Acrididae** 6 v., 11 v.  
**acropoikilisme** 214.  
**Agalena** 15.  
**Agria tau** 229.  
**albinisme** 200.  
**albinoïdisme** 200.  
**albovariaabilis** 184.  
**ALBRICHT** 252  
**Algac** 6.  
**ALVERDES** 80—1, 173—5.  
**Ammotragus nahoar** 36.  
**A. tragelaphus** 36.  
**Amphibia** 7, 14  
**Amphidromus** 205.  
**Anas boschas** 140, 373.  
**Anasa** 6.  
**Angiospermen** 6.  
**Annelida** 2, 7 v., 14.  
**Anopheles punctipennis** 9 v., 15.  
**Anser** 372.  
**A. hyperboreus** 140.  
**Anthomyidae** 13.  
**Antirrhinum** 195, 405.  
**A. glutinosum** 405, 414.  
**A. majus** 405, 414.  
**A. rhinanthoides** 412.  
**Apanteles** 82.  
**Aphidae** 7, 12.  
**Apus** 6.  
**Arachnidae** 6, 14.  
**Araneidae** 14.  
**Archimerius** 12, 14.  
**Archiv f. Rassen- u. Ges. Biologie** 175.  
**Argaliechaap** 36.  
**Argynnis lathonia** 251 v.  
**A. pandora** 252.  
**A. paphia** 247—78.  
**A. p. anargyra** 250.  
**A. p. dives** 250.  
**A. p. Lubbeana** 253.  
**A. p. tsushimana** 250.  
**A. p. valesina** 247—78  
**ARMBRUSTER** 212.  
**Arphia** 16.  
**ARRHENIUS** 175 v.  
**Artemia** 7.  
**A. sahens** 9.  
**Arthropoda** 2.  
**ARTOM** 223.  
**Ascaris** 6.  
**A. canis** 15.  
**A. incurva** 15, 20.  
**A. lumbricoïdes** 15.  
**A. megaloccephala** 15.  
**A. m. bivalens** 6, 9.  
**A. m. univalens** 6, 9.  
**Ascidia** 6.  
**Ascomycetes** 6  
**Asilidae** 13.  
**Asinus** 42.  
**Astacus** 7.  
**Athias** 4.  
**Aves** 14.  
**BAILEY** 146, 160.  
**BAKER** 38.  
**Banasa culva** 10, 15  
**B. dimidiata** 10.  
**Bankivaboen** 139 vv.  
**BANNIER** 87—95, 175—80, 183—4,  
 544—50.  
**Bantengrund** 34, 60.  
**Barbarea vulgaris** 183.  
**BARDELEBEN** (v.) 4.  
**BARRAT** 5.  
**Basidiomycetes** 6.  
**bataardeering.**  
**BATESON** 144 vv., 160, 196, 200, 225,  
 235 vv., 391, 412.  
**BAUR** 173, 195, 340 vv., 363, 405.  
**BEDFORD** (Duke of) 45—9.  
**Belostomidae** 13.  
**BENNINGTON** 531—2.  
**Bergamasker** (schaap) 34.

- BERTRAND 411.  
*Bibos frontalis* 37, 60.  
 biomechanica 89.  
 BLACKBURN 399.  
 'bladkleur v. planten 180—1, 183—4.  
 BLAKESLEE 178—80. 399, 404.  
*Blaps* 18—21.  
*B. lusitanica* 18 v.  
*B. walli* 18.  
*Blattidae* 12.  
 'BLOCH 95.  
 bloemkleur v. boonen 62—3.  
 Blue pod butter (boonen) 101.  
 BLUHM 536—7.  
 BOAS 511 vv., 531—2.  
 BOCHHUBER 5.  
 BOCKELMANN 56—9.  
 BOLK 484, 496, 532.  
*Bombylidae* 13.  
 BONNEVIE 223.  
 boonen 62—3, 97—138, 189, 191.  
 BORN 212.  
*Bos gaurus* 37 v., 60.  
*B. grunniensis* 32, 60.  
*B. Sundais* 34, 60.  
*Boltrytis cinerea* 408.  
 BOVERI 216.  
*Brachystola* 16.  
 BRAINERD 408.  
*Branta canadensis* 140.  
*Brassica oleracea* 389.  
 BREIT 252.  
 BREMER 402.  
 BRIDGES 219.  
 BRIERLY 408.  
 bruine boonen 109 vv., 445.  
 BRUMMELBAUM 48—56.  
 BRYAN 385.  
*Bryonia* 20.  
 BUMPUS 419.  
*Buprestidae* 13.  
 BURGEFF 408.  
 BURY 85.  
 bijen 140.  
  
*Cacti* 385, 406.  
*Cairina moschata* 373.  
*Calligrapha* 436.  
*Calluna* 175.  
*Camharus* 7.  
*Cancer* 7.  
*Canis* 4.  
*C. aureus* 36, 56—9, 61.  
*C. familiaris* 4, 14, 36, 56—9, 61.  
*C. lupus* 36, 56—9, 61.  
 CANN 385.  
*Capsella bursa pastoris* 183.  
  
*Carabidae* 12 v.  
*Carabus* 212.  
 CASTLE 213, 224 v., 229.  
*Catrcus* 365.  
 CAVAZZA 374.  
*Cavia porcellus* 4.  
*Centrophilus* 15.  
*Cerambycidae* 13.  
*Cercopidae* 12.  
 CHAMBERS 462.  
*Chara crinita* 185 v.  
 chenille (erwt) 295 vv.  
 chiasmotypie 218.  
 chimæren (dierlijke) 339—63.  
*Chlamydomonas* 410.  
*Chorthippus* 11.  
*Chorthophaga* 11.  
 CHRISTIE 180 v.  
 chromosomengetallen 1—22.  
*Chrysanthemum* 16, 404.  
*C. coronarium* 404.  
*C. Decasneanum* 404.  
*C. leucanthemum* 404.  
*C. morifolium* 404.  
*Chrysemis* 14.  
*Chrysomelidae* 12 v.  
*Chrysolophus* 365.  
 CHURCH 412.  
*Cicindella* 15.  
*Cicindellidae* 13.  
*Circotellus* 15.  
 citroenboonen 109 vv.  
*Citrus* 407.  
*Cladoxyleae* 411.  
 Clamart elaius (erwt) 312 vv.  
 CLAUSEN 337.  
*Coccinellidae* 13.  
*Coelenterata* 2, 7, 14.  
*Coenus delius* 6.  
*Coleoptera* 7, 12 vv.  
*Colias philodice* 81 v., 248, 274, 407.  
*Columba leuconota* 370 vv., 407.  
*C. livia* 364, 370 vv., 407.  
 COMPTON 177.  
 CONKLIN 411.  
 constitutie 187 v.  
 continue variatie 91.  
*Copepoda* 7, 14.  
*Coreideae* 12.  
 CORRENS 182 v., 194, 223, 405.  
 CRAIG 509, 522 v., 532.  
*Creagrius* 368.  
 crossing over 218.  
*Crossoptilon* 365.  
*Crustaceae* 7, 14.  
*Cucurbita* 64—70.  
*Culex pipiens* 6.

*Culicidae* 10, 13.  
 CUMMINGS 65, 69.  
 CUNNINGHAM 145 vv., 160, 464.  
 CURSCHMANN 209.  
 CUTLER 3.  
*Cyclops* 80 v., 226.  
*C. gracilis* 9.  
*C. strenuus* 220.  
*C. viridis* 9.  
*C. v. brevispinosus* 6.  
*Cygnopsis cygnoides* 140, 372.  
*Cygnus* 372.  
*Cymatophora* or 208.  
 cytologie 537 v.  
 CZAJA 181 v.  
  
 DAHLGREN 183 v.  
*Danaidae* 421.  
 dansmuis (japansche) 209.  
 DARWIN (C.) 35, 71 vv., 83, 92, 144,  
 160, 184 v., 212, 364 vv., 371,  
 385 vv., 407, 412, 417 vv.  
 DARWIN (E.) 72.  
 DARWIN (L.) 184 vv.  
 Darwinisme 417—442.  
*Datura* 178 vv.  
*D. inermis* 178 vv.  
*D. quercina* 178 vv.  
*D. Stramonium* 178 vv., 404.  
 DAVENPORT 144 vv., 160, 532.  
 DAVIS wax (boonen) 100.  
*Decapoda* 7.  
*Decticus* 11.  
 DELLA VALLE 2, 5, 225.  
 DENDY 411.  
 DENIKER 499 vv., 532.  
 DEFWITZ 262.  
 DEXTER 323.  
*Diabrotica* 15.  
*Diaptomus* 220.  
*Diardisgallus* 365.  
*Didelphys* 14.  
*Didus ineptus* 370.  
 Dinkaschaap 35.  
*Diptera* 7, 12 vv.  
 discontinue variatie 91.  
 distelvink 140.  
*Dissosteira* 16.  
 DITMARSCH (rund) 41.  
*Dixippus* 15.  
 DOPLEIN 190.  
 dood (biologisch) 189.  
*Doryphora* 436.  
 DOUGLAS DERRY 509.  
 draad (v. boonen) 443 vv.  
*Draba verna* 391, 406, 415.  
*Draco* 205.

DROOGENDIJK 109.  
*Drosera* 20, 545.  
*D. longifolia* 9.  
*D. rotundifolia* 9.  
*Drosophila* 10 v., 82, 210, 217, 395,  
 404, 457 vv.  
*D. affinis* 17.  
*D. amoena* 17.  
*D. ampelophila* 11, 17, 397.  
*D. bromeliae* 17.  
*D. buschii* 17.  
*D. cardui* 17.  
*D. caribea* 17.  
*D. dimidiata* 17.  
*D. carlei* 17.  
*D. florum* 17.  
*D. funebris* 17.  
*D. limbata* 17.  
*D. melanica* 17.  
*D. melanogaster* 11, 17, 227, 321—38,  
 397.  
*D. modesta* 17.  
*D. nebulosa* 17.  
*D. neglecta* 17.  
*D. obscura* 17.  
*D. ornatipennis* 15, 17.  
*D. pallida* 17.  
*D. procnemis* 17.  
*D. ramsdenti* 17.  
*D. repleta* 17.  
*D. robusta* 17.  
*D. saltans* 17.  
*D. similis* 17.  
*D. tripunctata* 17.  
*D. virilis* 17.  
*D. willistoni* 227.  
*Drosophilidae* 13.  
 duiven 210.  
 duplex-bastaarden 1.  
 DIJCKERHOFF, 208.  
 dwergvormen 176 vv.  
  
 EBSTEIN 203.  
*Echinochore* 406.  
*Echinodermata* 7, 14.  
*Echinus microtuberculatus* 9.  
 eenden 140.  
*Elatridae* 12.  
 ELDERTON 491 vv., 532.  
 Electoral (schaap) 34.  
 EMERSON 97, 100 vv., 137, 189.  
*Empetrum* 176.  
*Enchenopa binottata* 12 vv.  
 ENRIGUES 2, 16.  
*Epilobium hirsutum* 176 vv.  
*E. montanum* 176 vv.  
*Equasinae* 60.

- Equisetaceae* 6.  
*Equus* 42.  
*E. caballus* 42.  
*E. equiferus* 42.  
*E. Przewalski* 41—8, 60.  
 ERNST 185 v., 548.  
 erwten 23—31, 210, 279—320.  
*Eudorina elegans* 468.  
*Euschistus* 6.  
*E. crassus* 10.  
*E. variolarius* 15.  
 evolutie 87—95, 184 v., 385—416.  
 EWART 51.  
 experimenteel onderzoek v. selectie 431.  
 ezel 49—56, 60, 140.  
 FALZ-FEIN (v.) 43, 48.  
 Faroër pony 48.  
 FAWCETT 485, 531 v.  
 FERMOND 108.  
 FICK 225.  
 FINLAY 84, 87.  
 FISCHER 247—78, 497 vv.  
*Flagellatae* 410.  
 FLEMMING 4 v.  
 FOCKE 398.  
 FOOT 10.  
 FRATEUR 235—46.  
 FRETS 187 v., 481—534.  
 fretten 140.  
 FRIESE 212.  
 FRITSCH 555.  
 FRÖHLICH 40 v.  
 FRUWIRTH 108, 137, 210, 447.  
 FRYER 248.  
*Fulgoridae* 12.  
*Funaria* 182.  
 FÜRST 490 vv., 533.  
 Galapagos-eilanden 415.  
*Galgulidae* 13.  
*Galgulus* 15.  
*Gallus* 14.  
*G. bankiva* 139 vv., 364 vv., 407.  
*G. domesticus* 3.  
*G. d. scirceus alba* 144.  
*G. gallus* 139 vv., 364 vv.  
*G. ferrugineus* 139 vv.  
*G. furcatus* 407.  
*G. lafayetti* 369.  
*G. Sonnerati* 140, 367 vv., 407.  
*G. Temminckii* 368 vv.  
*G. varius* 140, 368 vv.  
 GALTON 71—8, 398, 484 vv., 532.  
 GATES 9, 220, 223.  
 Gaur 37 v., 60.  
 Gayal 33, 37 v., 41.  
 Gecko 205.  
 geit 36, 56, 60, 140  
 genasthenie-hypothese 141.  
 genen 89.  
*Gennaenus* 365.  
*G. argentea* 388 v.  
*G. Horsfieldii* 388 v.  
*G. lineatus* 388 v.  
 genovariatie 91.  
 GEROULD 81 v., 248, 274, 407.  
 geslacht 540.  
 geslachtsbepaling 181.  
 geslachtsverhouding 536 v.  
 GHIGI 364—74, 388 v., 407.  
 GIBBON 84.  
 GIGLIO-TOS 227.  
 GINKEL (v.) 188.  
 GLADSTONE 506, 532.  
 GOLDSCHMIDT 4, 205, 225, 247—78.  
*Gordius* 6.  
 GOTTSCHLING 51.  
 GOULD 82—7.  
 GRAEVENITZ (v.) 186.  
 GRÉGOIRE 220.  
 GREINER 533.  
 GREW 537.  
 GRUM GRSHIMAILO 43.  
*Gryllidae* 12.  
*Gryllotalpa* 12.  
*G. borealis* 15.  
*Gryllus assimilis* 11.  
*G. domesticus* 11.  
 guineesch biggetje 4, 14.  
 GÜNTHER 203.  
 GUYER 3 v.  
*Gymnogramme chrysophylla* 181.  
*G. sulphurea* 181.  
*Gymnospermae* 6.  
 Haagache witte boon 62 v.  
 HABERLANDT 228, 353, 363, 552.  
 HAECKER 52, 195—234, 340 vv., 363.  
 haemolymph-kleur 81.  
 HAGEDOORN 64—70, 87—95.  
 HAGENBECK 41 v., 50.  
 HAIGH THOMAS 69.  
 HAMLYN 147.  
 HANIEL 205, 224.  
 HARLAND 105, 137.  
 HARRISON 1, 20, 399.  
 HARTERT 372.  
 HARTMANN 468.  
 HARVEY 2 vv., 16 vv., 21.  
 HASEBROEK 208.  
 haver 180 v., 211.  
*Helianthemum* 406.  
*Heliconidae* 421.

- Helix pomatia* 9.  
*Hemionus* 42.  
*Hemiptera* 6 vv., 12, 15 v.  
 HENSELER 49.  
 HERIBERT-NILSSON 195, 214.  
 HERTWIG (O.) 80, 182.  
 HERTWIG (R.) 553.  
 HERWERDEN (V.) 80—82, 95—6.  
*Hesperotettix* 11, 15.  
*H. viridis* 6, 11, 15.  
 heterochromosomen 14.  
*Heterocope* 220.  
*Heteroptera* 12, 14.  
 HEYL 180—1.  
*Hieracium* 20, 399, 406.  
 HILZHEIMER 42, 57.  
*Hinnus* 32.  
 Hinrichs Riesen boonen.  
*Hippa* 7.  
*Hippotigris* 42.  
 HOFFMANN 391.  
*Homoptera* 6, 12, 14.  
 hond 4, 14, 36, 56—9, 61, 140.  
 HOOKE 537.  
 HOOKER 71.  
 hormonen 464.  
 HORN 252.  
 HOUWINK 139—173, 407.  
 HUEMER 208.  
 huidpigment (axolotl) 200 vv.  
 huidpigment (kippen) 156.  
 huidpigment (menach) 95.  
 Hundert für Eine (boonen) 101.  
 HURST 146 vv., 160.  
 HUXLEY 71, 385.  
*Hyalocylis* 15.  
*Hydrometridae* 12.  
*Hymenoptera* 14.  
  
*Icerya purchasi* 6.  
*Ichnodemus* 15.  
 ILTIS 535.  
 immuniteit 541 v.  
 index cephalicus 481—534.  
 ISHIKAWA 2, 5.  
 isoleermethoden 64 vv.  
 jakhale 36, 56—9, 140.  
*Jamaicana* 11.  
*J. flava* 11.  
*J. subguttata* 6.  
*J. unicolor* 6, 11.  
 JANSSENS 218.  
*Jassidae* 12.  
 JENNINGS 410, 511, 532.  
 JENSEN 471.  
 JOHANNSEN 89, 92, 173, 187 vv., 227,  
 387, 484 vv., 511 vv., 531 v.  
  
 JOLLOS 472.  
 JORDAN 391, 415.  
  
 KAJANUS 98, 106, 137.  
 KALLIMA 426.  
 kamvorm (kippen) 153.  
 kanarie 140.  
 karyologie 551—5.  
 kat 4, 14.  
 KAUP 187—8, 504, 532.  
 KEITEL 200.  
 KENEALY 188.  
 KERNER V. MARILAUN 398.  
 kievitsboon 62 v., 117 vv.  
 KIHARA 547.  
 kip 3, 14 v.  
 kleurpatroon v. dieren 204 vv  
 KLOSS 148, 160.  
 KOERNICKE 108.  
 KOESLAG 109.  
 konijn 5, 14, 235—46.  
 KOOIMAN 62—3, 97 vv., 137 vv.,  
 447—56  
 kortoorschaap 35.  
 kortstaartschaap 34.  
 KRISTOFERSSON 189 vv., 214.  
 krombek (erwt) 23—31.  
 kroonerwt 23—31.  
 kruisbestuiving (boonen) 189.  
 KÜHN 32—61.  
 KUIPER (K.) 139—73, 206.  
 KUIPER (T.) 210.  
 KÜSTER 189—91.  
  
*Labidomera* 436-  
*Lactuca* 224.  
 lage kaapsche erwt 23—31.  
 LAMARCK 390.  
*Lampyridae* 12.  
 LAMS 4.  
 LANG 304.  
 Langshen 3.  
 LAURENT 237.  
 LECAILLON 3.  
 LEE 506, 531—2.  
 Leghorns 140.  
 LEHMANN 177, 228.  
 LEITCH 191.  
 LENZ 189, 203.  
*Lepidoptera* 7, 14.  
 leporiden 36.  
*Leptinotarsa* 15, 436.  
*L. decemlineata* 439.  
*L. diversa* 439.  
*L. panamensis* 429, 437.  
*L. signaticollis* 439.  
*L. undecimlineata* 439.



- Lepus cuniculus* 5, 140.  
*L. c. domesticus* 140, 235 vv.  
*L. europaeus* 140.  
*Leptyma* 15.  
 LESLEY 541—2.  
 LEVEN 214.  
 LEWENZ 509, 533.  
 LIGNAC 95.  
*Lilium* 220.  
*Limnælis* 250.  
*L. naaschaap* 36.  
*Linaria nova* 375—84.  
*L. vulgaris* 375—84.  
 LINNAEUS 389.  
*Linum usitatissimum* 211.  
 LINSBAUER 472, 537—8, 551—5.  
*Liparis monacha* 224.  
 LITTLE 210, 227, 232.  
*Locustidae* 110.  
*Locusta viridissima* 11.  
 LOEB 411.  
 LONGLEY 411.  
 looddraadmethode 64 vv.  
 LOTSY 1—22, 32—61, 64—70, 79,  
 139—73, 185—6, 188—9, 385—416.  
 LÖWI 228.  
 LOYEZ 3.  
 LÜBBE 252.  
*Lucanidae* 13.  
 LUNDBERG 98, 137.  
 LUNDEGÅRDH 537—8.  
*Lychnis vespertina* 195.  
*Lycopodiales* 6.  
 LYDEKKER 38.  
*Lygacidae* 13, 15.  
*Lygaeus turcicus* 6.  
*Lygosoma* 205.  
  
 MACALLUM 387, 415.  
 MACCLUNG 5, 11.  
 MACDONELL 485, 509, 531—2.  
 MACDOUGAL 406.  
*Macrocytis* 385.  
*Magnoliaceae* 6.  
*Malacostraca* 7.  
 MALONE 4.  
 MALPIGHI 537.  
*Mammalia* 14.  
*Mammon* (erwt) 290 vv.  
*manenschaap* 36.  
 MANGOLD 340.  
 MANN 105, 137.  
 MASSART 539.  
 MATSCHK 220.  
 MATSSON 400.  
*Mauchamp* (schaap) 34.  
 MAYER GMELIN 109, 189.  
  
*Megalobatrachus* 205.  
 MEIROWSKY 209, 214.  
 MEISENHEIMER 540.  
*Melandryidae* 13.  
 melanisme 208.  
*Meloidae* 13.  
*Membracidae* 12.  
 MENDEL 78 v., 97 vv., 137, 193—4,  
 195 vv., 398 vv., 535.  
 mensch 14 v.  
 Merino (schaap) 34.  
 MERKEL 506.  
*Mermeria bivittata* 11, 15.  
*Metapodius* 12, 15.  
*Metazoa* 3, 5.  
 METZ 10, 17, 225 vv.  
*Meunissier* 279—320.  
 MEYERE (DE) 247.  
 Michigan white wax (boonen) 100.  
 mimicry 421 vv.  
*Mirabilis* 405.  
 modificatie 91.  
 Moeflon 34 vv., 60.  
 MOHR 11, 321, 337, 457—60.  
*Mollusca* 7 v., 14.  
 Momie (erwt) 295 vv.  
 Mongoolsch paard 46, 49—56, 60.  
 MONTGOMERY 2, 5, 216.  
 MOORE 4, 6.  
 MORGAN 210, 216 vv., 225, 395.  
 mossen 6.  
 mozaïekchimaeren (dierlijke) 359—66.  
 MUELLER 49.  
 muilddier 14, 32, 49—56, 60.  
 muilezel 5, 32, 49—56, 60.  
 muizen 5, 14.  
 MULLER 473.  
*Mulus* 32.  
*Mus* 5, 14.  
*Muscidae* 13.  
*Myriapoda* 14.  
  
*Nabidae* 13.  
 NACHTSHEIM 210, 217.  
 NÄGELI 398.  
 NATHUBIUS 32 vv., 38 vv., 49.  
 NAUMANN 213.  
*Necturus* 14 v.  
 Negretti (schaap) 34.  
 NEHRING 42.  
*Nemathelminthes* 7.  
*Nematoda* 6 v., 14.  
*Nematoidea* 7.  
*Nemertinae* 6, 14.  
*Nepidae* 13.  
*Nezara* 10.  
*N. hilaris* 15.

NILSSON-EHLE 211.  
 non-disjunction 219.  
 NONIDEZ 18, 21.  
 Non plus ultra (hoonen) 100.  
 NORDENSKIÖLD 475.  
 NORTON 97, 100 vv., 137, 448.  
*Notonecta indica* 15.  
*N. insulata* 6, 10, 15  
*Notonectidae* 10, 13.  
*Numida* 14, 407.  
*N. meleagris* 366.  
*N. papillosa* 366.  
*N. pitlorhyncha* 366.  
*N. p. somaliensis* 366.  
*Nymphaeaceae* 6.  
*Nyssia* 7.  
*Odontata* 15.  
*Oedancala* 13.  
*Oenothera* 16, 186, 400.  
*O. biennis* 212.  
*O. gigas* 9, 212 406.  
*O. Lamarckiana* 9, 212, 392 vv.  
*O. nanella* 178, 212.  
*Ogilvie-Grant* 148, 160.  
 OORTWIJN BOTJES 541  
 Oostpruisisch paard 50  
*Ophioglossaceae* 6.  
*Opuntia versicolor* 406.  
 ORENSTEEN 519, 533.  
*Orthoptera* 6 v., 11 v., 16.  
 OSTENFELD 476.  
 oudworden 189.  
 OVEREEM (v.) 400.  
*Ovis ariens steatopyga* 35.  
*O. cycloceros* 36, 60.  
*O. musimon* 34 vv., 60.  
*O. Ophion* 36.  
 paard 5, 14, 140.  
 PAERELS 23—31.  
 PALLAS 35.  
 pangensis-hypothese 76.  
*Papilio* 540.  
*P. cyrus* 248.  
*P. dardanus* 247.  
*P. memnon* 247.  
*P. polytes* 248.  
*P. romulus* 248.  
 parallele variaties 212.  
*Paravortex cardui* 6  
*Parthenium argentatum* 387, 415.  
 parthenogenesis 66.  
 PEARL 533.  
 PEARSON 76, 485 vv., 522 vv., 531—3.  
*Pecten* 386.  
*Pediculopsis graminum* 6.

*Pentatomidae* 13.  
*Peridineae* 410.  
 periklinaalchimaeren (dieren) 349—58.  
*Peripatus* 14.  
 PERNITZSCH 200.  
*Pezohaps* 370.  
 PFITZNER 497, 533.  
 phaenogenetische methode 197 vv.  
*Phaseolus multiflorus* 97, 108, 134—8.  
*P. nanus* 99, 191.  
*P. vulgaris* 97—134, 137—8, 189,  
 191—2, 443—6  
*Phasmodae* 12.  
*Photinus* 12, 14.  
*Phragmatobia* 14 v., 20.  
*Phrynotettix* 16.  
*Phycomyces nitens* 408.  
*Phyllopoda* 7.  
*Phylloxera* 10, 15  
*Pieridae* 421.  
*Pinus* 175 v.  
*Pisum* 16, 23—31.  
 PLATE 49.  
*Plathelminthes* 7, 14.  
*Platyterium grande* 181.  
 Plymouth Rocks 3.  
 POLIAKOFF 43.  
 POLI. 51.  
 pootbevedering (kippen) 155.  
*Porifera* 14.  
 PORTER 385, 497.  
 praepigment i. d. huid 95—6.  
 Prätigauer (rond) 37.  
*Protochordata* 14.  
*Protozoa* 3, 409.  
 PRZEWALSKI 43.  
*Pteridium aquilinum* 182.  
*Pteridophyten* 6.  
 PUNNETT 146 vv., 160, 225, 236.  
*Pyramcis* 250.  
*Pyrrhocoridae* 12.  
*Pyrrhocoris* 226.  
 QUANJER 541.  
 QUÉTELET 418, 485 vv., 533.  
 RAAP 109.  
*Radiolarien* 212.  
 radiumbestraling v. spermatozoën 80.  
 Rambouillet (schaap) 34.  
*Rana* 14.  
 RANGNOW 252.  
 RANKE 485, 533.  
 raskenmerken 195 vv.  
 RATH (v.) 4.  
 ratten 536—7.  
 RAYNAUD 204.

Recklinghausen (ziekte van) 209.

*Reduvidae* 10, 13, 15.

REES 220.

reflexbewegingen 209.

REICHARD 55.

REINKE 108, 137.

RENNER 223, 226 vv.

*Reptulia* 14.

RETZIUS 490 vv., 533.

Reva (erwt) 280 vv.

*Rhabditis* 15.

*Rhabdocoela* 6.

*Rhizopoda* 410.

Rhode Island Reds 3.

RHUMBLER 227.

ROBERTSON 11, 220.

ROBINSON 148, 160.

Rosa 1, 20, 399, 406, 544—50.

*R. canina* 399, 545 vv.

*R. chinensis* 400.

*R. tomentosa* 400.

*R. t. subcristata* 400.

ROSENBERG 545 vv.

*Rotifera* 14.

rotjesboonen 112 vv.

ROUX 89.

*Rubus* 406.

RÜCKERT 220.

RÜLF 209.

rund 32, 41, 60, 140.

runderkramp 209.

*Saccharum officinarum* 402.

*S. spontaneum* 402.

SACHS 182.

SAINMONT 4.

SALAMAN 186, 441.

SALENSKI 48.

*Salix* 195, 406.

*S. caprea* 214.

*S. viminalis* 214.

Sanga (zebu) 41.

*Sarcophagidae* 13.

*Scarabaeidae* 13.

schaap 34 vv.

SCHADER 59.

SCHAEFF 58.

SCHAXEL 339—63, 469, 542—3.

SCHIAMANN 189.

SCHIRNEKER 41—8.

*Schistocerca* 16.

*Schistostomum* 15.

SCHNAKENBECK 200.

SCHOLTE 375.

SCHUMANN 38.

SCHUSTER 499 vv., 522 vv., 533.

Schwarzer Neger (boonen) 101.

SCOTT 411.

sectoriaalchimaaren (dierlijke) :  
341—8.

SEILER 224 vv.

selectie 404, 417 vv.

semi-duplex bastaarden 1.

SEMPER 390.

Senegalschaap 35.

*Sequoia* 385.

SHAW 97, 100 vv., 137, 448.

Shetland-pony 50.

Shorthorn-Devon (rund) 33.

SHULL 97, 100, 137.

SIEMENS 478.

Silkyhoen 140 vv.

*Silphidae* 12 v.

*Siredon pisciforme* 340.

SIRKS 71 - 8, 97—138, 173—5, 184—5,  
189—91, 193—4, 375—84, 536—40,  
551—6.

SLUITER 205.

*Solanum hertwigii* 434.

*S. lanccolatum* 434.

*S. rostratum* 436.

SONNENBRODT 3.

soortskennmerken 195 vv.

SPERMANN 340, 361 vv.

SPENCER 71.

SPILLMAN 102 vv., 137.

SPILLNER (v.) 38—41.

*Spiranthes cernua* 9.

*S. gracilis* 8.

SPRENGER 443.

STANDFUSS 208.

*Staphylinidae* 13.

STAPLES-BROWNE 371.

*Statiomyidae* 13.

statistisch onderzoek v. selectie 420.

steenbok 56, 60.

*Steiroxys* 11.

*Stenobothrus* 11, 220.

STEVENS 4.

stier 5.

stirp-hypothese 77.

STOMPS 212, 543—4.

STRASBURGER 9, 182.

STRICT (v. d.) 4.

STROBELL 10.

STUDER 56 vv.

Sturmpoey 59.

*Stylopsis* 6.

*Sus barbatus* 38 vv., 61.

*S. longirostris* 38.

*S. scrofa* 38, 61.

*S. s. ferus* 38 vv.

SUTTON 216.

synthesis-vormen 235—46.

*Syromastes* 10, 15.  
sijje 140.

*Tadorna tadorna* 140.  
TÄCKHOLM 1, 20, 544—50.  
TAMMES 79, 211.  
Tamworth-varken 40.  
Tarpan 43 48.  
Tatu 14.

TAUBE 340, 363.  
*Tebriaslemma vermiculus* 6.

TEGETMEIER 144, 160:

*Tenebrionidae* 13.

*Tettigidea parvipennis* 15 v.

THOMSON 534.

THORNER 406.

*Thyantha calceata* 9, 15.

*T. custator* 9.

TILDESLEY 534.

*Tingis* 13 v.

*Tingidae* 13.

TISCHLER 2, 5, 16, 551—5.

TJEBBES 23—31, 62—3, 97 vv., 137, 447—56.

TOCHER 491 vv., 511 vv., 529, 534.  
tortelduif 140.

TOWER 415, 417—42.

TOYAMA 81.

TRACY 138.

*Trematodes* 8.

*Trichocephala* 6.

*Trimerotropis* 15.

*Triticum* 547.

TSCHÉPOURKOWSKY 496, 518, 534.

TSCHERMAK (A. v.) 141 vv., 160.

TSCHERMAK (E. v.) 97 vv., 138, 194, 210, 447.

typegetal der chromosomen 7.

TSCHULOK 556.

UITTIEN 181—2, 186, 189, 191—2.

UPHOF 23—31.

*Urodeles* 470.

*Vaccinium vitis idaea* 175.

variabiliteit 88, 386.

varken 5 v., 14 v., 38, 140, 210.

veerkleur (kippen) 154

VEJDOVSKY 223.

VERWORN 539

VERZAR 479.

*Vesperugo* 14.

vetstaartschaap 35.

vetstuitschaap 35.

VILMORIN (J. DE) 279.

VILMORIN (P. DE) 279.

*Viola* 406 vv.

*V. arvensis* 214.

*V. tricolor* 214.

visschen 14.

vlas 211.

vlasvink 140.

vlijmsche krombek (erwt) 23—31.

vogels 14, 213, 364 vv.

*Vortex viridis* 6.

VOGT 212.

volgers (boonen) 444.

vos 36

VRIES (DE) 194 v., 212, 392, 406, 432.

wagenaarboonen 109 vv., 444.

WAGNER 212.

WAHL (v.) 51.

WALCHER 504, 534.

WALKER 4.

WALLACE 71.

WALTHER 229.

WEGENER 42

WEISE 41.

WEISMANN 77, 216, 393, 418.

WEISSENBERG 534.

WELCKER 497, 534.

WELDON 419.

WELLENSIEK 443—6, 541—2.

Westerwälder (rond) 34.

WESZERSKY 479

WILBERFORCE 385.

wildzwijn 38, 61, 140.

WILSON 2, 10, 221 vv., 233.

WINGE 2, 16, 223, 229, 321—38, 402, v. 461.

WINKLER 340 vv., 363.

WINNIWARTER (v.) 4 v.

witte boonen 129 vv.

wolf 36, 56—9, 61, 140

wonder van Amerika (erwt) 23—31.

Wyandottes 140.

Yak, 32, 60.

IJslandsche pony 48.

YULE 485 vv., 534.

zaadhuidkleur v. boonen 62—3, 97—138.

Zackel (schaap) 34.

Zebra 48.

Zebu 41.

ZEDERBAUR 212.

zenuwpathologie 208.

zoogdieren 14, 213.

Zurkan (schaap) 34.

zijdeveeren (hoenders) 158.

zwarte boonen 127.

zwijn 5 v.



**I. A. R. I. 75.**

IMPERIAL AGRICULTURAL RESEARCH  
INSTITUTE LIBRARY  
NEW DELHI.

[illegible]